Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

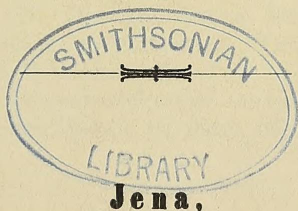
medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Einunddreissigster Band.

Neue Folge, Vierundzwanzigster Band.

Mit 27 lithographischen Tafeln und 15 Abbildungen im Texte.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer
1898.

Inhalt.

Untersuchungen über den Bau des Sehnerven der Wirbeltiere.

Von

F. K. Studnička.

Hierzu Tafel I u. II.

Dank den in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten Froriep's[1]), Ramón y Cajal's[2]), His's[3]), Assheton's[4]) und anderer ist uns jetzt der Vorgang, wie sich durch Einwachsen von Nervenfasern aus einer epithelialen Röhre der wirkliche funktionsfähige Nervus opticus entwickelt, bekannt.

Es wurde gefunden, daß der ursprüngliche, aus epithelialen Zellen gebildete hohle Stiel des Auges nur ein Leitgebilde darstellt, während die Nervenfasern entlang desselben von ihm sonst ganz unabhängig von der Retina zu dem Gehirne, einige wenige vielleicht auch in umgekehrter Richtung, wachsen. Später, als die Masse der Nervenfasern zunimmt, werden die Zellen jener Röhre, deren Lumen zu der Zeit meistens schon obliteriert ist, verdrängt, oder es werden von ihnen größtenteils die Gliazellen des Opticus, die eigentlichen Stützzellen desselben, gebildet.

Die Verhältnisse während der weiteren Entwickelung sind nicht überall dieselben; auch die Form des entwickelten Seh-

1) Froriep, Ueber die Entwickelung der Sehnerven. Anat. Anz., 1891.

2) Ramón y Cajal, Sur la morphol. et les connexions des éléments de la retine des oiseaux. Anat. Anz., 1889.

3) His, Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1890.

4) Assheton, On the Development of the Optic Nerve of Vertebrates. Quart. Journ. of Micr. Science, XXXIV, 1892.

nerven weist in den verschiedenen Klassen der Vertebraten bedeutende Verschiedenheiten auf. Manchmal soll sogar lebenslang ein Lumen in dem Opticus sich erhalten, ein anderes Mal finden wir, daß die Zellen des ursprünglichen Stieles, in Stützzellen umgewandelt, einen mehr oder weniger mächtigen axialen Zellenstrang in dem Sehnerven bilden, während sie sonst gewöhnlich über den ganzen Durchmesser desselben zerstreut und voneinander durch Nervenfasern getrennt sind. Dazu kommen jetzt in der weiteren onto- und phylogenetischen Entwickelung verschiedene Kombinationen mit dem Bindegewebe, das, im Gefolge von Blutgefäßen in den ursprünglich einfachen Opticus eindringend, in ihm entweder mannigfaltigst geformte Züge und Septa bildet und ihn oft auf eine kleinere oder größere Anzahl selbständiger Stränge teilt. Anderswo können wir wieder eine Abflachung des Opticus in eine Lamelle beobachten; dieselbe ist dann entweder einfach rinnenförmig oder in viele Falten gelegt. Auch diese letztere Form kann wieder durch das Eindringen von Bindegewebe verschieden modifiziert werden.

Mit allen diesen Verhältnissen will ich mich in der folgenden Abhandlung beschäftigen und den Zusammenhang der einzelnen Formen des Sehnerven, wie wir sie bei den verschiedenen Typen der Vertebraten finden, zu verfolgen suchen. Hauptsächlich werde ich mich jedoch auf die vergleichende Anatomie der entwickelten Organe beschränken müssen.

Was die Litteratur über dieses Thema betrifft, so finde ich eine einzige größere Abhandlung, die sich eine ähnliche Aufgabe, wie wir in dieser Arbeit, gestellt hat, die Arbeit von Deyl nämlich[1]). Da jedoch der Verfasser derselben bei seinen phylogenetischen Untersuchungen von den Teleostiern ausgeht und die doch so wichtigen Cyclostomen, Selachier und Ganoiden, sowie auch die Amphibien zu wenig berücksichtigt, kommt er zu Resultaten, mit denen wir nicht übereinstimmen können; sonst hat er sich nur mit dem Bindegewebe, nicht dagegen, wie wir, mit den Gliazellen des Opticus beschäftigt. Weiter müssen wir besonders eine Abhandlung von Ucke, die „über die Epithelreste am Opticus“ handelt, erwähnen [2]). Sonst sind die Angaben über die Anatomie

1) Deyl, Zur vergleichenden Anatomie des Sehnerven. Prag 1895.

2) Ucke, Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 38, 1891. Die Arbeit A. Robinson's, „On the Formation and Structure of the Optic Nerve“ (Journ. of Anat. and Phys., 1896) habe ich erst nach dem Schlusse dieser Abhandlung kennen gelernt.

des Sehnerven in verschiedenen Abhandlungen, besonders solchen, die entweder über das Gehirn oder andere Teile des Auges der Wirbeltiere handeln, zerstreut.

Das Material zu dieser Arbeit habe ich mir teils während meines letzten Aufenthaltes auf der k. k. zoologischen Station in Triest, im März und April 1896 gesammelt, zum großen Teile habe ich dasselbe aus den Sammlungen des Anatomischen Institutes in Jena, wo ich diese Arbeit (die ich schon in Prag in meinem privaten Laboratorium begonnen) größtenteils ausgeführt habe, erhalten. Ich spreche hier dem Herrn Hofrat Prof. Dr. Fürbringer meinen aufrichtigsten Dank aus für die Erlaubnis, in seinem Institute zu Jena arbeiten zu dürfen, und dafür, daß er mich bei meiner Arbeit durch Schenkungen von wertvollem Material unterstützt hat. Ebenfalls bin ich Herrn Assistenten Dr. H. Braus für manche Hilfe während meines Aufenthaltes in dem Institute zu Danke verpflichtet.

I. Cyclostomen.

Sehr interessante und höchst wahrscheinlich sehr primitive Verhältnisse finden wir bei *Petromyzon* [1]). Das Lumen des ursprünglichen embryonalen Stieles der Augenblase verschwindet bald, aber sonst bleiben die Zellen, die jenen röhrenförmigen Stiel bildeten, lebenslang da und zwar bilden sie jetzt die centrale Partie des Querschnittes des Sehnerven, während die Nervenfasern an der Peripherie liegen und eine gegen jene Zellen scharf begrenzte Schicht bilden. Mit anderen Worten gesagt: Die Nervenfasern umwachsen von allen Seiten die ursprünglichen epithelialen Zellen, und diese stellen uns dann einen mächtigen axialen Zellenstrang in dem Sehnerven dar, der proximal dem Gehirn zu mit dem Ependym des Recessus optici, distal mit den Zellen der Retina und der Membrana pigmenti in direkter Verbindung steht.

Daß die betreffenden Zellen von den epithelialen Zellen des Augenstieles stammen, ist selbstverständlich; eine andere Frage ist die, ob das dieselben Zellen sind, oder ob wir da nur Nachkommen jener epithelialen Zellen vor uns haben. Diese letztere Frage zu lösen hatte ich nicht die Gelegenheit.

Bei jungen, etwa 25—30 mm langen Ammocoeten (Petr.

1) P. Planeri Bl. und fluviatilis L.

Planeri) ist, wie ich mich gut überzeugen konnte, jene äußere Schicht von Nervenfasern noch sehr unbedeutend (Taf. I, Fig. 1); erst in älteren Ammocoeten und entwickelten Tieren ist sie mächtiger entwickelt, immer bilden jedoch auch da die Zellen den größeren Teil des Sehnerven (Taf. I, Fig. 2, 3).

Die Zellen, die wohlgeordnet einen kontinuierlichen axialen Strang bilden, sind spindelförmig und liegen mit ihrem längsten Durchmesser quer auf die Länge des Nerven; sie laufen an ihren Enden in einen oder mehrere feine Fortsätze aus, welche, die äußere Nervenfaserschicht des Sehnerven quer durchbrechend und diese in radial geordnete Stränge teilend, an die äußere neurogliale Hülle desselben (Membrana prima Hensen's?) sich ansetzen, wie dies übrigens unlängst von Kohl [1]) gut beschrieben und abgebildet wurde.

Die betreffenden Zellen sind als spinnenförmige Gliazellen des Sehnerven zu deuten: sie stammen von epithelialen (Ependym-) Zellen; sie haben die charakteristische Form der Gliazellen und auch die Bedeutung als Stützzellen. Die direkte Verbindung des axialen Stranges mit dem Ependym spricht auch für diese Deutung.

Das Bindegewebe bildet nur eine ziemlich dünne, einfache Scheide um den Opticus, dringt jedoch in denselben nicht ein. Auch die Ernährung geschieht nur von außen, was um so leichter möglich ist, da der Opticus selbst bei großen Tieren von Petromyzon fluviatilis ganz dünn ist.

Von den Myxinoiden, der anderen Gruppe der Cyclostomen, hatte ich die Gelegenheit, die *Myxine glutinosa* zu untersuchen. Da aber bekanntlich bei diesem Tiere die Augen ganz verkümmert sind, können hier die Befunde an dem Sehnerven keine größere morphologische Wichtigkeit haben.

Der Nervus opticus ist äußerst dünn, sonst scheinen jedoch die einzelnen Nervenfasern ganz gut entwickelt zu sein. Man sieht in ihm zahlreiche den Gliazellen gehörende Kerne, an denen man jedoch kaum eine Anordnung in einen axialen Strang beobachten kann; auch sind sie meistens longitudinal und nicht quer, wie bei Petromyzon, gelagert. Bei aufmerksamer Untersuchung gelingt es hie und da, die Fortsätze dieser Zellen zu entdecken (Taf. I, Fig. 4, 5).

---

1) Kohl, Rudimentäre Wirbeltieraugen. Bibliotheca zoologica Leuckart's, 1892. (Der Bau des Sehnerven von Petromyzon wurde übrigens durch W. Müller, Ahlborn und andere lange bekannt gemacht.)

II. Dipnoer.

Pinkus in seiner Monographie der Gehirnnerven von *Protopterus annectens*[1]) giebt an, daß der Opticus dieses Tieres einen axialen Zellenstrang enthält; es würde da also nach seiner Angabe etwas Aehnliches zu finden sein, wie bei Petromyzon.

Auf einem kleinen Exemplare, das ich zu untersuchen die Gelegenheit hatte, finde ich, daß in dem Opticus wirklich die den Gliazellen gehörenden Kerne, besonders in der dem Gehirn proximalen Partie desselben, in der Mitte desselben angehäuft sind; sonst bilden sie hier jedoch keinenfalls einen so schön geordneten Strang wie bei Petromyzon (Taf. I, Fig. 6, 7).

Proximal dem Gehirn zu ist der Opticus einfach, von einer dünnen Hülle von Bindegewebe umgeben (Fig. 6), weiter da, wo er durch das Cranium in die Orbita durchtritt, und in dieser selbst sieht man an seinem Querschnitt, wie von den Hüllen abtretende Bindegewebssepta sich in die Masse des Nerven einschneiden und ihn manchmal ganz in einzelne parallele Stränge teilen. Der Opticus ist hier infolgedessen auch dicker (Fig. 7). Deyl's Abbildung (l. c., Taf. II, Fig. 17) zeigt einen Querschnitt, der wahrscheinlich aus der Nähe der Papilla n. optici stammt; der Opticus ist an demselben in eine große Anzahl von Bündeln durch das Bindegewebe getrennt. Die Präparate Deyl's stammen, wenn da keine Verwechselung mit Ceratodus geschehen ist, wahrscheinlich von einem besonders großen Exemplare; denn ich selbst finde einen einfacheren Bau, und auch Pinkus zeichnet den Opticus in der Nähe der Papilla als einen einfachen.

Während bei dem kleinen Protopterus der Opticus nicht besonders kompliziert gebaut ist, ist er bei *Ceratodus Forsteri*, wo ich aber nur die distale Partie desselben untersuchen konnte, durch dicke Bindegewebssepta mehr oder weniger vollständig in zahlreiche Bündel getrennt, deren Querschnitt meist von unregelmäßiger Form ist. Das Ganze ist von einer mächtigen gemeinsamen Hülle umgeben (Taf. I, Fig. 8).

Jedes einzelne Nervenfaserbündel des Sehnerven besitzt hier einen axialen Strang von großkernigen Gliazellen, deren Fortsätze ich

---

1) Pinkus, Die Hirnnerven des Protopterus annectens, in Schwalbe's Morpholog. Arbeiten, Bd. IV, 1895.

an meinen mit Alkohol konservierten Präparaten radiär durch die Nervenfaserschicht zu der Peripherie der Bündel verlaufen sehe. An einem Querschnitt fällt in einem Bündel immer eine größere Anzahl von jenen Kernen in den Schnitt; wo zwei Stränge des Opticus unvollkommen voneinander getrennt sind, da hängen gewöhnlich ihre axialen Stränge zusammen.

Wie sich der Opticus proximal dem Gehirn verhält, davon kann ich hier nichts angeben.

Jeder einzelne Strang des Sehnerven von Ceratodus hat, wie wir sehen, einen ganz ähnlichen Bau, wie der ganze Opticus von Petromyzon; nur sind die einzelnen Zellen desselben nicht so gut geordnet und der Zellenstrang nicht so scharf gegen die Nervenfasern begrenzt, wie dort.

Bei *Lepidosiren paradoxa*, dessen Auge ich durch die Güte des Herrn Prof. Fürbringer zur Untersuchung bekommen habe, ist der Opticus (in der Nähe des Auges) ganz ähnlich gebaut, wie der des Ceratodus. Die Septa zwischen den einzelnen Bündeln sind jedoch nicht so dick und die Anordnung der Gliazellen nicht so schön, wie dort.

III. Amphibien.

Die einfachste Form des Sehnerven der Amphibien und wahrscheinlich des Sehnerven überhaupt existiert vielleicht bei dem *Necturus*. Der Opticus dieses Tieres soll nämlich, nach den Angaben Kingsbury's [1]) zu schließen, bis in die Hälfte seiner ganzen Länge hohl sein; er bleibt da also zeitlebens in einem Stadium, das anderswo während der Entwickelung schnell durchgelaufen wird [2]).

Bei anderen niederen Urodelen-Amphibien finden wir in dem Opticus einen lebenslang sich erhaltenden axialen Zellenstrang, der ähnlich wie bei Petromyzon nur aus Gliazellen gebildet ist. Einen

1) Kingsbury, The Brain of Necturus. Journal of Compar. Neurology, 1895.

2) Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, daß ich auch bei großen Larven von Pelobates fuscus, wo die Nervenfasern schon längst sich entwickelt haben, die proximale Partie des Opticus hohl finde; der Recessus opticus reicht seitlich weiter in den Opticus, als es gewöhnlich der Fall ist. Auch bei Tropidonotus bleibt während der Entwickelung in dem Opticus ungewöhnlich lange ein Ventrikel (Taf. I, Fig. 19).

solchen Opticus beschreibt z. B. Mrs. S. P. Gage [1]) von *Diemyctilus viridescens* und Fish [2]) von *Desmognathus fusca*. Bei diesen Tieren soll der Strang wenigstens in der proximalen Partie des dünnen Sehnerven erhalten sein.

Ich selbst finde einen solchen in dem Opticus von jungen Exemplaren von *Triton taeniatus*; an älteren kann man ihn zwar auch finden, die Zellen liegen da jedoch schon weiter voneinander.

Man kann übrigens bei allen Amphibien in jungen Stadien der larvalen Entwickelung einen solchen Zellenstrang beobachten, der jedoch anfangs immer lateral (dorsal) an dem sich entwickelnden Opticus anliegt und den Rest des epithelialen Augenstieles darstellt (vergl. unsere Abbildung Fig. 14, Taf. I — Salamandra); während er bei den früher besprochenen Formen von Nervenfasern von allen Seiten umwachsen wird, stellt er uns den betreffenden axialen Zellenstrang dar. In den Fig. 11 und 12, Taf. I, zeichne ich Stadien aus der Entwickelung des Sehnerven von Triton; an einer von ihnen ist der der Oberfläche sehr genäherte Zellenstrang so getroffen, daß er wie axial liegend erscheint, an der anderen ist die Lage der Zellen am Querschnitt in einem Stadium, wo sie schon von Nervenfasern umwachsen sind, dargestellt [3]). Später kommen sie ganz central in dem Opticus zu liegen, ähnlich wie dies die Fig. 13, Taf. I (diese jedoch von Pelobates!), darstellt. Wie die Fig. 11, Taf. I, zeigt, liegen die Zellen meistens senkrecht auf die Länge des Opticus; an der Fig. 12 sind auch die Fortsätze der Zellen angedeutet.

Bei entwickelten Exemplaren von *Salamandra maculata* finde ich nicht einen einzigen axialen Strang, sondern mehrere solche parallel verlaufende Stränge, von denen jeder gewöhnlich aus einer einzigen Reihe von quer liegenden Zellen gebildet wird (Taf. I, Fig. 15). Man kann sich die Sache durch Teilung des einheitlichen ursprünglichen Stranges innerhalb des hier dickeren Opticus erklären. Die fadenförmigen Fortsätze der Zellen sieht man auf Längsschnitten quer durch die Nervenfasermasse verlaufen (Fig. 15); auf Querschnitten sieht man wieder, daß sie meistens radiär gestellt sind und die Nervenfasermasse des Opticus ziemlich deutlich in einzelne Stränge teilen. An mit Hilfe der Golgi'schen

---

1) The Brain of Diemyctilus viridescens. Wilder, Quart. Cent. Book, 1893, Ithaca N.Y.

2) The Brain of Desmognathus fusca. Journ. of Morphol., 1895.

3) Frühere Stadien der Entwickelung zeichnet Assheton in seiner Arbeit (l. c., Pl. XI, Fig. 7—10.).

Silberimprägnation verfertigten Präparaten würde man diese Verhältnisse, die ich nur an mit Flemming, Formol und Alkohol konserviertem Material studierte, sicher deutlicher sehen können.

Durch Ausbilden von mehreren Reihen von Gliazellen hat sich der Opticus zu einer Form entwickelt, wie wir sie auch bei den Fischen und bei den meisten höheren Tieren beobachten. Während es bei Salamandra solcher Reihen der Gliazellen nur eine kleine Anzahl giebt, sind sie anderswo, so z. B. bei den Reptilien, äußerst zahlreich. Es muß jedoch gleich bemerkt werden, daß die Anordnung in die betreffenden Reihen nicht so ganz regelmäßig ist; immer finden wir zwischen ihnen hier und da vereinzelte isolierte Zellen, und auch die Reihen selbst sind nicht immer vollkommen regelmäßig. Ob eine solche Reihe durch die ganze Länge des Opticus sich zieht, kann ich nicht angeben; es scheint mir das jedoch nicht wahrscheinlich zu sein.

Das Bindegewebe dringt bei den Urodelen vielleicht überhaupt nicht in den Opticus, es bildet nur eine den Gehirnhüllen analoge Scheide um denselben.

Was die *anuren Amphibien* betrifft, so liegen in ihrem Sehnerven, soweit sich derselbe ein wenig entwickelt hat — in älteren Larven und Stadien der Metamorphose (Rana, Bufo, Pelobates) — die Gliazellen axial, später sind sie über die ganze Breite desselben verbreitet, am dichtesten jedoch in der Mitte desselben (Taf. I, Fig. 16, Bufo). Von den Gliazellen und deren Fortsätzen gilt hier dasselbe wie bei den Urodelen; vielleicht ist hier nur die Anordnung derselben in die Reihen in älteren Tieren nicht so regelmäßig, wie wir bei Salamandra sahen. Das Bindegewebe kann bei entwickelten Tieren (Rana) manchmal im Gefolge von Blutgefäßen in der Form kleinerer Septa in den Opticus eindringen, sonst ändert es jedoch die regelmäßig cylindrische, nur in der Nähe der Papille flache Form des Opticus nicht.

Wie durch die cylindrische Form des Sehnerven, durch seine auch bei großen Tieren meistens sehr geringe Dicke, so auch durch die Verteilung der Gliazellen, die entweder einen einzigen axialen Strang bilden (Petromyzon, Protopterus, niedere Amphibien) oder anderswo doch die Tendenz haben, in der centralen Partie des Nerven zu liegen, und endlich durch den Mangel an Bindegewebssepten, die nur bei den großen Dipnoern zu finden sind, stellen sich die Sehnerven der drei früher besprochenen Gruppen sehr nahe zu einander, entschieden näher als zu den der meisten Selachier oder Ganoiden. Nur die Optici der

Dipnoer zeigen vielleicht gewisse Aehnlichkeit zu denen der Selachier. Ich werde mich hier nur auf das Konstatieren dieser Aehnlichkeit beschränken; phylogenetische Schlüsse aus derselben zu ziehen, wäre zu gewagt, da besonders hier in dem Bau des Sehnerven Konvergenzerscheinungen, wie wir noch sehen werden, eine große Rolle zu spielen scheinen.

IV. Selachier.

Bei *Chimaera monstrosa* ist der Opticus im Verhältnis zu dem großen Auge sehr dünn; er ist von cylindrischer Form, seine Gliazellen (nach den Kernen derselben zu schließen) sind über seinen ganzen Durchmesser gleichmäßig verbreitet. Das Bindegewebe dringt nur sehr spärlich im Gefolge von Kapillaren in den Opticus hinein, von Septenbildung ist da also keine Rede.

Der Bau des Opticus ist, wie aus unserer kurzen Beschreibung und aus Fig. 1, Taf. II, zu ersehen ist, sehr einfach; nur dadurch, daß die Zellen dispers liegen und nicht in mächtigeren, axialen Strängen, steht er höher als der der Cyclostomen, Dipnoer und der meisten Amphibien. Auch ein Kapillarnetz hat er nur mit höheren Amphibien gemeinschaftlich. Primitivere Verhältnisse (was die Gliazellen betrifft) finden wir, wie wir sehen werden, bei einigen Plagiostomeen.

Von den *Plagiostomeen* untersuchte ich die Sehnerven von Hexanchus griseus, Scyllium canicula, Laemargus sp., Acanthias vulgaris, Mustelus vulgaris, Galeus canis, Alopias vulpes, Carcharias sp. (kleines Exemplar), Zygaena malleus, Squatina angelus, dann embryonale Stadien von Acanthias vulgaris und Pristiurus melanostomus, weiter die Rajiden: Torpedo marmorata, Raja Schultzii, Myliobatis aquila und Trigon pastinaca.

Von dem Sehnerven der Chimaera unterscheidet sich der der *Plagiostomeen* dadurch, daß er in seinem entwickelten Zustande immer durch bindegewebige Septa und Balken entweder an seiner Oberfläche zerklüftet, oder in eine oft große Anzahl von selbständigen Strängen zerteilt ist. Die Blutgefäße dringen entweder mit den Septen in das Innere des Sehnerven, können aber auch allein, spärlich von Bindegewebe begleitet, die Masse desselben durchlaufen.

Schon bei einem so niedrigen Typus der Selachier, wie ihn die Notidaniden darstellen, bei *Hexanchus griseus* nämlich, finden

wir in dem Opticus ziemlich tief in seine Masse sich einschneidende, unregelmäßige Septa und einzelne, ihn durchlaufende und Blutgefäße enthaltende Balken von Bindegewebe (vgl. Taf. II, Fig. 3). Daß dieser komplizierte Bau des Sehnerven nicht von der Größe des Tieres abhängig und ziemlich konstant ist, kann man daraus schließen, daß ich bei einem sehr kleinen und einem großen Exemplar dieses Tieres einen ganz ähnlichen Bau finde.

Was die Septenausbildung betrifft, so ist von dem des Hexanchus der relativ zu dem Auge sehr dünne Opticus von *Laemargus* (von einem etwa 3 mm langen Exemplare) nicht viel verschieden, weiter der von *Squatina angelus*; nur sind bei dieser letzteren die Einschnitte der Septa besonders tief und durch sekundäre kleinere Septa kompliziert (Taf. II, Fig. 7). Auch der Opticus von *Acanthias vulgaris*, von dem wir wegen einer Eigentümlichkeit später noch einmal reden werden, hat solche in seine Masse sich einschneidende Septa (Taf. II, Fig. 8, 9), ähnlich der von *Scyllium canicula* (Fig. 2).

Einen komplizierteren Bau sehen wir an einem Querschnitte durch den Opticus von *Mustelus vulgaris*; dieser ist durch parallel verlaufende, seine ganze Masse durchtretende Septa in eine Anzahl von platten Strängen geteilt, die wie überall von einer gemeinschaftlichen bindegewebigen Hülle umgeben sind (Taf. II, Fig. 4). Hie und da sieht man zwischen den einzelnen Strängen Verbindungen, die Teilung durch die Septa ist nämlich nicht überall vollkommen. Es muß besonders hervorgehoben werden, daß diese Brücken fast immer in der Mitte der Stränge (an einem Querschnitte) liegen. Bei einem Vergleiche mit dem später zu besprechenden, bandförmigen Sehnerven der Ganoiden und Teleostier erkennt man leicht die Wichtigkeit dieser Thatsache.

Nicht viel von dem eben beschriebenen Nerven ist der des mit Mustelus verwandten *Galeus canis* verschieden; vielleicht ist nur der Bau nicht so regelmäßig.

Bei *Alopias vulpes* ist der Opticus durch eine große Anzahl von verschieden dicken Bindegewebssepten in viele kleinere und größere Stränge zerteilt, also noch komplizierter als bei den früher genannten Haifischen (Taf. II, Fig. 5). Den kompliziertesten Opticus finde ich bei einem nicht besonders großen Exemplar von *Carcharias sp.*; seinen Bau zeigt die Fig. 6, Taf. II.

Bei den Sehnerven von Alopias sowie von Carcharias kann man noch wenigstens die Andeutung von einer Einteilung der einzelnen Stränge in parallele Reihen sehen, sodaß sich ihr Bau

vielleicht ohne große Mühe von einer solchen Form, wie wir bei Mustelus finden, ableiten läßt; bei *Zygaena malleus* ist von einer solchen Anordnung schon keine Spur mehr. Der überaus lange, drehrunde Opticus ist durch Bindegewebssepta in eine große Anzahl ebenfalls meistens cylindrischer Stränge eingeteilt, die voneinander fast immer vollkommen getrennt sind, was bei den früher besprochenen Formen nicht immer der Fall war[1]). Wie überall, so ist auch hier natürlich der ganze Opticus von einer Hülle von dichtem Bindegewebe umgeben, und erst von dieser treten die Septa in das Innere des Sehnerven.

Der Opticus der *Rajiden* ist meist nicht, wie man meinen könnte, komplizierter gebaut als der der Squaliden. Bei Raja, Torpedo und Myliobatis finde ich z. B. Sehnerven, die durch in sie mehr oder weniger tief sich einschneidende Septa etwa denen von Hexanchus oder Scyllium ähnlich sind; nur bei *Trigon pastinaca* ist der Opticus in mehrere von einander durch das Bindegewebe getrennte Stränge geteilt, ähnlich etwa, wie wir bei Alopias sehen.

Wie bei Chimaera sind auch bei den Plagiostomeen die Gliazellen über den ganzen Durchmesser des Sehnerven verbreitet, und zwar liegen sie nicht vereinzelt, sondern, wie uns Längsschnitte darüber belehren können, in lange Reihen geordnet; nur hier und da sind einige vereinzelte Zellen zu finden. Fast immer liegen sie mit ihrem längsten Durchmesser quer an der Länge des Sehnerven; man kann dies an den gewöhnlichen Präparaten meistens nur nach der Lage der Kerne beurteilen und nur hier und da an besser konserviertem Materiale auch ihre Fortsätze verfolgen.

Interessant ist das Verhalten der Gliazellen in dem Sehnerven von *Scyllium canicula.* Bei dieser Form finde ich in jeder der durch die in den Opticus sich einschneidenden Septa gebildeten Falten des Querschnittes, in der Mitte derselben die Gliazellen dicht aneinander gelagert. Wie man sich wieder an Längsschnitten überzeugen kann, bilden sie da dichte axiale Zellenstränge, die analog gebaut sind wie etwa die von Petromyzon (vgl. Fig. 9,

---

1) Mit dem Befunde so kompliziert gebauter Sehnerven bei einer der niedrigsten Gruppen der Wirbeltiere fällt, glaube ich, die These Deyl's, die er in seiner Arbeit verteidigt, daß nämlich der Opticus der Wirbeltiere, von den niedersten Formen zu den höchsten fortschreitend, immer mehr und mehr durch das Bindegewebe geteilt wird.

Taf. I, und Fig. 2, Taf. II, mit den Abbildungen des Sehnerven von Petromyzon).

Während die Zellen anderswo in einfachen Reihen liegen, ähnlich etwa wie wir bei Salamandra sahen (Taf. I, Fig. 15), sind sie hier in dichte Stränge konzentriert, was wir, da es an die Verhältnisse bei den Cyclostomen, Dipnoern und manchen Amphibien erinnert, als ein primitives Verhalten betrachten müssen.

Etwas Aehnliches finde ich auch bei *Squatina angelus*, doch ist die Anordnung der Zellen hier nicht so deutlich, wie in dem früheren Falle. Von Hexanchus hatte ich leider nur anatomisch konserviertes Material, an dem sich von der Verteilung der Gliazellen wenig erkennen ließ.

Was die Bildung der entweder zerstreut oder axial gelagerten Gliazellen betrifft, so stammen sie hier, wie anderswo, von dem Reste des epithelialen Rohres, das, wie ich an etwa 1 cm langen Embryonen von Pristiurus sehe, nach dem Obliterieren des Ventrikels als ein solider Zellenstrang an der dorsalen Oberfläche des Sehnerven anliegt. Ob alle Zellen dieses Stranges in Gliazellen sich umwandeln oder ob da doch ein epithelialer Rest am Opticus bleibt, der erst später verschwindet, konnte ich nicht entscheiden.

Am Ende dieses den Selachiern gewidmeten Kapitels muß ich noch mit einigen Worten die Befunde an *Acanthias vulgaris* erwähnen. Bei diesem Haifische dringen, wie ich mich davon an mehreren (etwa 4) untersuchten Exemplaren überzeugen konnte, in den cylindrischen Opticus von beiden entgegengesetzten Seiten zwei oder drei bindegewebige Septa, wodurch solche Formen resultieren, wie sie die Fig. 8 und 9 auf Taf. II darstellen. In der einfacheren, gewöhnlichen Form (Fig. 8) hat der Opticus durch die Septenbildung die Form eines S erhalten.

Wie wir davon später reden werden, hat der Opticus z. B. von Acipenser eine ganz ähnliche Form. Es handelt sich jetzt darum, ob wir da in unserem Falle nur eine Konvergenzerscheinung oder wirkliche Verwandtschaft sehen sollen. In dem ersteren Falle würden wir einen Opticus mit zufällig in der betreffenden in den Abbildungen dargestellten Weise gestellten Septen vor uns haben, in dem anderen einen sog. bandförmigen, in Falten gelegten Opticus, von dem später die Rede sein wird.

Bei dem Uebergange zu der Papille verkürzen sich die Septa, und der Opticus ist in der Nähe derselben drehrund und sieht ähnlich etwa wie die Fig. 2, Taf. II aus. Auch in embryonalen Stadien von Acanthias ist der Opticus ursprünglich drehrund.

Nach diesem Verhalten des Sehnerven von Acanthias können wir schließen, daß es sich da eher um eine auffallende Aehnlichkeit, als um wirkliche Verwandtschaft mit dem bandförmigen Opticus der Ganoiden und Teleostier handelt; dieser verhält sich, wie wir davon in dem nächsten Kapitel reden werden, in der Nähe der Papilla und in der Entwickelung ganz anders.

V. Ganoiden.

Polypterus senegalus besitzt einen Nervus opticus, der sich in seinem Bau von dem der übrigen Ganoiden bedeutend unterscheidet und am ähnlichsten vielleicht dem der Dipnoer oder einiger Selachier ist (Taf. II, Fig. 11 a *b*; Taf. I, Fig. 10).

Der cylindrische Opticus ist durch dünne, bindegewebige Septa mehr oder weniger vollständig in mehrere Bündel zerteilt, die alle in einer gemeinschaftlichen Hülle liegen. Die Gliazellen liegen immer in der Mitte der einzelnen Stränge, axiale Stränge in denselben bildend, ganz ähnlich, wie es z. B. bei dem Ceratodus der Fall ist.

Bei *Acipenser sturio* sehen wir in einer sehr einfachen Form jenen Typus des Sehnerven entwickelt, mit dem wir uns von jetzt an und besonders bei dem Besprechen der Teleostier beschäftigen, nämlich einen bandförmigen, für die Ganoiden und Teleostier so charakteristischen Opticus. Seine Existenz bei den Selachiern (Acanthias?) ist, wie wir sahen, nicht nachgewiesen, und bei anderen Klassen der Wirbeltiere finden wir ihn vielleicht noch unter den Reptilien bei den Cheloniern. Die Abflachung des Sehnerven in der Nähe der Papilla n. opt., wie wir solche bei manchen Amphibien, den Reptilien, Vögeln und manchen Säugetieren [1]) finden, hat zwar vielleicht eine ähnliche Ursache zu ihrer Entstehung, aber von einem bandförmigen Opticus kann bei diesen Tieren doch keine Rede sein.

Auf einer Querschnittserie durch die proximale Partie des Sehnerven sehen wir, daß derselbe in der Nähe des Chiasma eine fast drehrunde Form hat (Taf. II, Fig. 10 a); an weiter davon geführten Schnitten finden wir, daß sich der Nerv etwas abflacht und dabei etwas einbiegt (Fig. 10 b); endlich noch weiter wird er ganz flach und ist in der Form eines vertikal stehenden S eingebogen (Fig. 10 c).

---

1) Vgl. Reisek, Der Sehnerveneintritt bei manchen Nagetieren, Prag 1894. Ref. in „Bibliographie anatomique", Paris 1894.

Der ganze Opticus ist von einer Hülle von Bindegewebe umgeben, und von dieser treten zwischen die einzelnen Falten desselben sekundäre, ganz unbedeutende Septa.

Wenn man einen solchen zuletzt beschriebenen Querschnitt allein betrachtet, so kann man leicht auf die Idee kommen, daß die sonderbare Form des Opticus dadurch entstanden ist, daß das Bindegewebe von beiden Seiten in die Masse eines ursprünglich cylindrischen Opticus in der Form von unvollkommenen Septen sich einschneidet und daß dadurch zufälligerweise jene oben beschriebene Form resultiert[1]). Wenn man jedoch schon von dem Chiasma die Veränderungen der Form des Sehnerven verfolgt, so kommt man zu der Ansicht, daß wir da nur mit einer Abflachung und gleichzeitiger Faltung des Nerven zu thun haben. Noch überzeugender spricht für unsere Ansicht die Verfolgung des Sehnerven bei seinem Eintritt in das Auge. Die Falten des bandförmigen Opticus werden hier weniger scharf (Taf. II, Fig. 10e), und endlich haben wir in der schmalen, spaltförmigen Papille einen wirklichen, in die Fläche ausgebreiteten, bandförmigen Opticus vor uns.

Die Gliazellen sind über den ganzen Querschnitt des Sehnerven zerstreut, sehr viele von ihnen liegen auch ganz am Rande desselben. Die Fortsätze der Zellen sind auch an mit gewöhnlichen Mitteln (Alkohol oder Liquor Mülleri) konservierten Präparaten gut sichtbar; sie sind meist quer an die Fläche des Opticus gestellt. An manchen Stellen, wo mehrere Fortsätze dicht aneinander verlaufen — namentlich sind es Fortsätze der am Rande des Opticus liegenden Zellen — werden durch sie oft wirkliche neurogliale Septa in dem sonst ungeteilten Opticus gebildet.

Die Blutgefäße dringen, soweit ich erkennen konnte, nur in der Nähe des Chiasma, wo der Opticus noch drehrund ist, in größerer Anzahl in denselben und zwar in der betreffenden Gegend oft vom Bindegewebe begleitet. Sonst bildet das Bindegewebe nur eine gemeinschaftliche Hülle um den Opticus und die oben besprochenen Septa zwischen den einzelnen Falten desselben.

Die Form des Opticus ist bei Acipenser sturio ziemlich konstant. Ich schließe dies daraus, daß ich an einem etwa 3 m langen Acipenser, dessen Auge ich untersucht habe (aus den

---

1) Solche Ansichten hat z. B. Deyl in seiner Monographie ausgesprochen (l. c., S. 5).

Sammlungen des Anatomischen Institutes in Jena), dieselbe Form des Opticus gefunden habe, wie an den kleinen, nicht einmal 1 m langen Exemplaren, auf deren Sehnerven sich unsere Beschreibung und unsere Abbildungen beziehen. Auch hier hat der flache Opticus jene S-förmige Krümmung, nur ist er im Verhältnis zu seiner Größe etwas dünner.

Der Opticus von *Polyodon folium* unterscheidet sich von dem des mit ihm verwandten Acipenser nur ganz unbedeutend, weshalb wir uns hier mit ihm nicht weiter beschäftigen werden.

Viel komplizierter ist der Opticus von *Lepidosteus osseus* gebaut. Auch hier handelt es sich um einen bandförmigen Opticus, der jedoch in eine größere Anzahl (5—6) von dicht aneinander liegenden Falten gelegt ist (Taf. II, Fig. 12). An einigen Stellen verschmelzen, wie mir scheint, teilweise einzelne dieser Falten, und der Bau ist dort deshalb nicht ganz deutlich. Sehr schön kann man an meinen Präparaten die Gliazellen und deren quer an die einzelnen Falten des Sehnerven gestellte Fortsätze beobachten. Von der Hülle des Opticus treten keine Septa zwischen die dicht aneinander liegenden Falten des Opticus.

Den Sehnerven von *Amia* habe ich selbst zwar nicht untersucht, aber nach den Abbildungen, die ich von ihm in den Arbeiten von Goronowitsch [1]) und S. P. Gage [2]) finde, ist er vielleicht noch komplizierter als der von Lepidosteus und nähert sich schon dem einiger Teleostier.

VI. Teleostier [3]).

Bei dieser für sich geschlossenen Gruppe der Fische, die nur mittelst der Ganoiden mit den übrigen Vertebraten in Verbindung

1) Goronowitsch, Das Gehirn und die Kranialnerven von Acipenser, Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1888.

2) l. c. Pl. VIII.

3) Untersucht wurden die Sehnerven folgender Formen: Hippocampus sp., Syngnathus acus, Anguilla fluviatilis, Esox lucius, Cyprinus carpio, Carassius auratus, Cobitis fossilis und C. barbatula, Ophidium barbatum, Solea sp., Arnoglossus lanterna, Perca fluviatilis, Lucioperca sandra, Serranus cabrilla, Pagellus erythrinus, Trigla hirundo, Scorpaena porcus, Thynnus vulgaris, Zeus faber, Gobius sp., Blennius ocellatus, Cepola rubescens, Lophius piscatorius. Von den Plectognathen habe ich keine Form untersucht; nach den Abbildungen in Bela Haller's Arbeit „über das Centralnervensystem des Orthagoriscus mola“ (Morph. Jahrb., XVII, 1889) kann man jedoch schließen, daß auch hier ein gewöhnlicher, bandförmiger Opticus existiert.

steht, kann man mehrere Typen des Sehnerven unterscheiden: Die typische Form des Sehnerven ist auch hier die bandförmige, wobei er meist in sehr zahlreiche Falten gelegt ist; doch sehen wir neben dieser Form auch einfache, drehrunde Nerven und auch solche, die durch eindringendes Bindegewebe in mehrere Stränge geteilt sind. Alle diese Formen wurden schon von Deyl in seiner Arbeit unterschieden, nur können wir mit seinen Deutungen derselben nicht einverstanden sein.

Ein cylindrischer, dem der Chimaera etwa ähnlicher Opticus findet sich, worauf Deyl aufmerksam macht, und wie wir an zwei verschieden alten Exemplaren konstatieren konnten, bei *Esox lucius*; doch einen ganz ähnlichen kann man auch bei *Lophius piscatorius*, bei *Gobius sp.* (eine kleine Art der Adria) und bei *Lota vulgaris* (vgl. Deyl l. c. Taf. I, Fig. 13) finden.

Besonders bei *Lophius* konnte ich konstatieren, daß sich hier die Form des Opticus, von dem Chiasma angefangen bis zu der runden (nicht engen, spaltförmigen, wie gewöhnlich) Papilla, nicht ändert. Das Bindegewebe bildet, wie gewöhnlich, eine Scheide um den Opticus, dringt jedoch nirgends in der Form von Septen in die Masse desselben; dieselbe wird nur durch ein Netz von Kapillaren, die sie ernähren, durchzogen (Taf. II, Fig. 14).

Das Erscheinen dieser Form des Sehnerven bei so verschiedenen, weit voneinander stehenden Gattungen wie *Esox*, *Lophius, Lota* und *Gobius*, weiter der Umstand, daß schon bei den Ganoiden ein wirklich bandförmiger Opticus zu finden ist, führt uns zu dem Schlusse, daß wir da in dem drehrunden Opticus kaum mit einer primitiveren Form desselben zu thun haben; dieselbe kann eher als eine sekundär acquirierte betrachtet werden.

Die gewöhnlichste Form des Teleostieropticus ist, wie schon gesagt wurde, die eines in longitudinale Falten zusammengelegten Bandes, die schon im Jahre 1663 von Malpighi Marcelli, später von Albrecht Haller und mit der Zeit noch mehrmals beschrieben wurde.

Wir finden da alle möglichen Uebergänge von einer Form, in der der Opticus rinnenförmig in eine einzige Falte gelegt ist (*Ophidium barbatum* z. B., Taf. II, Fig. 16), bis zu so komplizierten Formen, wie ich sie z. B. bei dem *Serranus cabrilla* (Taf. II, Fig. 13) finde [1]). Immer, auch bei den kompliziertesten,

1) Verschiedene Formen zeichnet z. B. Deyl in seiner Arbeit, l. c. Taf. I—III. Mit näherem Beschreiben der einzelnen Formen werde ich mich hier nicht beschäftigen, für die Morphologie wenigstens hätte dies keine Bedeutung.

kann man die einzelnen Falten verfolgen. Wie bereits Malpighi und Berger[1]) angegeben haben, und wie ich mich auch an dem Opticus eines großen Exemplares von *Thynnus* überzeugen konnte, läßt sich der aus seiner äußeren Hülle befreite Opticus ziemlich leicht in die Fläche ausbreiten.

Daß es sich da wirklich um einen abgeplatteten Opticus und nicht um einen cylindrischen, der durch Septenbildung zufällig seine eigentümliche Form erhalten hat, handelt, erkennt man daraus, daß da sehr oft wirkliche bindegewebige Septa überhaupt fehlen (Taf. II, Fig. 13), sonst kann man sich davon auf dieselbe Weise, wie wir es beim Acipenser sahen, überzeugen. Man muß nur die Veränderungen der Form des Sehnerven auf einer Querschnittserie einerseits in der Richtung zu dem Chiasma, andererseits zu der Papilla n. opt. verfolgen. In der ersteren Gegend kann man alle Uebergänge bis zu der cylindrischen Form, die er in dem Chiasma hat, verfolgen (Taf. II, Fig. 18a—c), in der letzteren seinen Uebergang in die enge, spaltförmige Papilla, wobei die einzelnen Falten immer dicker und zugleich kürzer werden (Taf. II, Fig. 15). Dieses finde ich z. B. bei *Solea sp.*, *Zeus faber, Perca fluviatilis*, *Lucioperca sandra* etc.

Nicht in allen Fällen kann man jedoch diese Uebergänge verfolgen; manchmal, so z. B. bei *Serranus cabrilla* oder *Trigla hirundo*, sieht man, daß in dem Uebergange zu der Papille einzelne Falten des ursprünglich regelmäßig bandförmigen Sehnerven miteinander verschiedenartig verschmelzen, anderswo wieder durch unregelmäßig verlaufende, sekundäre Septa sich in mehrere Stränge teilen, sodaß der Opticus da, wo er die Sclera durchtritt, einen ganz anderen Habitus bekommt, und an seine ursprüngliche Form erinnert da schon nichts mehr (Taf. II, Fig. 13 links). Etwas Aehnliches sehen wir auch in dem Chiasma, wo in solchen Fällen die Falten bis ganz nahe an das Gehirn sich erhalten und unregelmäßig werden.

Solche Befunde, die ich da eben erwähnt habe, darf man jedoch nicht als Beweise gegen die Deutung des gewöhnlichen Teleostier-Opticus als eines bandförmigen benützen; es handelt sich da sicher nur um eine sekundäre Modifikation der ursprünglichen einfacheren Verhältnisse, wie wir sie übrigens schon bei den phylogenetisch so wichtigen Ganoiden finden.

---

1) Berger, Beitr. zur Anatomie des Sehorgans der Fische, Morph. Jahrb., Bd. VIII, 1882.

Als eine Komplikation des Baues des bandförmigen Opticus kann ich jene Form des Opticus bezeichnen, die ich z. B. bei *Hippocampus* finde. Der ganze Opticus ist in eine Anzahl kleinerer Stränge zerfallen, die scheinbar voneinander unabhängig nebeneinander liegen; bei näherem Betrachten kann man jedoch in ihrer Anordnung leicht noch die ursprüngliche Form eines bandförmigen Opticus, der nur durch sekundäre Septa sich geteilt hat, erkennen (Taf. II, Fig. 17). Solche sekundäre Septa kann man übrigens sehr oft bei ganz regelmäßig bandförmigen Nerven beobachten [1]), doch gewöhnlich sind sie sehr dünn und unbedeutend, während sie hier, was ihre Dicke betrifft, von den Septen zwischen den einzelnen Falten sich kaum unterscheiden.

Endlich komme ich zu einer Form des Sehnerven der Teleostier, die nach Deyl [2]) für *Silurus*, *Amiurus* und für *Cobitis* charakteristisch sein und eine besondere phylogenetische Bedeutung haben soll. Der Opticus soll hier aus mehreren Strängen bestehen, die durch Bindegewebe voneinander getrennt sind.

Es handelt sich da entweder um einen cylindrischen oder um einen bandförmigen Opticus, der während des Durchtrittes durch die Sclera sich in mehrere Stränge teilt, die während des weiteren Verlaufes sich vermehren und deren jeder in einer selbständigen Papille endigt [3]).

Ich halte natürlich den Opticus der genannten Tiere nicht für einen selbständigen Typus, den man für dem Opticus des Ceratodus verwandt halten könnte, wie dies Deyl thut, sondern nur für eine Modifikation eines der früher beschriebenen Typen, die nur das Ende des Opticus in seinem Uebergange zu der Papille betrifft.

Als einen interessanten Befund muß man den der mehrfachen Papillae nervi optici bezeichnen. Außer bei *Cobitis barbatula* (Deyl beschreibt sie von Cobitis fossilis) finde ich solche auch bei zwei anderen, weit voneinander stehenden Tieren, nämlich bei dem *Polypterus senegalus* und in Larven von *Bufo sp.* Da die Sache jedoch mit dem Thema unserer Arbeit nicht direkt zusammenhängt, werde ich mich mit derselben hier nicht weiter beschäftigen.

---

1) Scorpaena porcus, Serranus cabrilla (Taf. II, Fig. 13), Lucioperca sandra, Anguilla fluvitialis. Bei der letzteren Art ist der in der Nähe des Auges einfach rinnenförmige Opticus durch solche Septa geteilt.

2) Vgl. auch seine Mitteilung im Anat. Anzeiger, 1895.

3) Deyl, l. c. Taf. I, Fig. 14a—i (Cobitis), Taf. II, Fig. 15a, b (Silurus), Taf. II, Fig. 16a—f (Amiurus).

Die Gliazellen liegen in dem Sehnerven der Teleostier immer über den ganzen Durchmesser zerstreut; wie bei den Ganoiden verlaufen auch hier die Fortsätze der Zellen quer auf die Dicke der Lamelle des bandförmigen Sehnerven.

Das Bindegewebe bildet eine gemeinsame Hülle um den Opticus, der gefaltet die Gestalt eines Cylinders hat. Von der Hülle treten gewöhnlich Septa zwischen die Falten des Sehnerven, können jedoch auch fehlen (bei Blennius oder Serranus [Taf. II, Fig. 13] z. B. finde ich dies sehr deutlich), der Opticus liegt dann ziemlich frei in der röhrenförmigen Hülle. Von den hier und da vorkommenden sekundären Septen, die den Opticus in kleinere Stränge teilen, war schon oben die Rede.

Die Blutgefäße sehen wir dort, wo wir einen cylindrischen Opticus vor uns haben, in diesen hineintreten und dort ein Netz von Kapillaren bilden; dort, wo wir einen bandförmigen Opticus finden, verlaufen sie oft nur an seiner Oberfläche (vgl. die Fig. 18b, Taf. II), doch in einzelnen Fällen (Cyprinus carpio z. B.) finde ich viele größere Blutgefäße, die gerade in der Mitte der Nervenmasse des bandförmigen Nerven verlaufen.

Aus der Entwickelung des cylindrischen Nerven können wir hier nichts Besonderes mitteilen; eine sehr wichtige Thatsache ist jedoch die, daß die charakteristische Form des bandförmigen Opticus sehr früh in der ontogenetischen Entwickelung sich bildet. Ich sehe z. B. bei 2 cm langen Embryonen von *Perca fluviatilis*, daß der schon abgeflachte Opticus rinnenförmig in eine Falte gelegt ist. Es handelt sich da sicher ursprünglich um nichts anderes, als um eine Fortsetzung der Einstülpung der primitiven Augenblase auch auf den Opticus, der dadurch die rinnenförmige Form bekommt; bei der weiteren Entwickelung entwickeln sich, wie man sich das leicht vorstellen kann, die weiteren Falten, oder der Opticus verbleibt lebenslang auf jenem Stadium, wie wir es z. B. bei *Ophidium* finden (Taf. II, Fig. 16).

VII. Reptilien.

Bei den von mir untersuchten Formen von Reptilien [1]) finde ich drei verschiedene Typen des Sehnerven. Der eine von ihnen

1) Chelonier: Amyda mutica, Emys europaea; Hatteria punctata; Alligator lucius. Saurier: Platydactylus mauritanicus, Uromastix spinipes, Anguis fragilis, Chamaeleo vulgaris, Lacerta vivipara, L. muralis, Varanus sp. Schlangen: Tropidonotus natrix, Coronella austriaca (?).

ist vielleicht für die Chelonier charakteristisch, den anderen finde ich bei den Sauriern, der Hatteria und dem Alligator, den dritten endlich, den kompliziertesten, bei den von mir untersuchten Schlangen.

Bei den *Cheloniern*, *Amyda mutica* und *Emys europaea* finde ich einen bandförmigen Opticus, der ganz einfach rinnenförmig zusammengelegt ist (Taf. I, Fig. 17), bei Amyda finde ich noch Andeutungen einer zweiten Falte. Man könnte ihn auch für einen cylindrischen Opticus halten, der bis in die Mitte seines Durchmessers durch ein Septum geteilt ist, doch glaube ich, daß die erstere Erklärung die richtigere sei.

An eine wirkliche Verwandtschaft dieser Form des Opticus mit dem ganz ähnlich aussehenden der Ganoiden wird man kaum glauben können, da jene beiden Tiergruppen doch ziemlich weit voneinander stehen; aber jedenfalls ist die Form in diesem wie in jenem Falle durch eine ähnliche Ursache entstanden, durch Fortsetzung der embryonalen Fissur der primitiven Augenblase auf die ganze Länge des Opticus. Die ganze Form des Sehnerven ist übrigens nichts Besonderes; ich finde auch bei Embryonen von Gecko und von Tropidonotus (ältere Embryonen) den Opticus, jedoch nur in der Nähe der Papille, von rinnenförmiger Gestalt; übrigens gelangen, wie bekannt, auch bei den Säugetieren die Arteria und Vena centralis retinae nur durch einen Einstülpungsprozeß in das Innere des Sehnerven.

Das Bindegewebe dringt mit den Blutgefäßen in die Spalte des Opticus hinein, und bei *Amyda* teilt es ihn sogar, jedoch nicht vollständig, durch sekundäre Septa noch weiter.

Die Gliazellen sind über den ganzen Querschnitt des Opticus zerstreut, doch liegen sie am dichtesten in der Mitte desselben in einzelnen Gruppen (Taf. I, Fig. 17).

Von anderen Reptilien finde ich die vielleicht einfachsten Verhältnisse bei der *Hatteria*. Der Opticus ist hier drehrund, erst in der Nähe des Auges und besonders der engen Papilla flacht er sich allmälich ab. Die Gliazellen sind über den ganzen Querschnitt des Opticus gleichmäßig verteilt. Der Opticus, der sonst das Aussehen eines Amphibienopticus hat, ist nur, wie es bei den Amnioten allgemein der Fall ist, verhältnismäßig dicker und muß daher durch ein größeres Netz von Kapillaren, die nur durch spärliches Bindegewebe verfolgt sind, versorgt werden. Sonst bildet das Bindegewebe, wie gewöhnlich, nur eine Hülle um den Opticus, jedoch keine Septa in demselben.

Der Opticus der *Saurier* ist hauptsächlich dadurch charak-

terisiert, daß die Gliazellen, die wir auch anderswo allgemein sahen, in longitudinalen Reihen liegen, durch ihre dichten Fortsätze die Nervenmasse des Nerven sehr deutlich in einzelne Stränge teilen. Wir sahen schon bei Petromyzon, weiter bei den Amphibien (Salamandra!) und bei den Ganoiden (Acipenser!), daß die Fortsätze der Gliazellen im Innern des Sehnerven eigentümliche Septa zwischen den Nervenfasern bilden können; bei den Reptilien sind diese Septa, die durch Ausläufer vieler Zellen gebildet werden, besonders dick, und ein solcher Opticus mit seinen neuroglialen Septen hat oft einen ähnlichen Habitus, wie z. B. ein Selachier- oder Säugetier-Opticus, der durch bindegewebige Septa zerteilt wird. Vgl. Taf. I, Fig. 18 (Varanus).

Dieses Verhalten des Sehnerven, das schon in jungen Stadien der Entwickelung desselben zu beobachten ist (*Gecko*, *Ptychozoon*[1]), ist besonders schön an den Sehnerven der größeren Formen der Saurier, so bei *Chamaeleo*, *Varanus*, *Uromastix*, zu sehen; weniger deutlich ist es bei *Lacerta* oder *Anguis*. Die Gliazellen, deren Fortsätze da eine solche Bedeutung haben, liegen, wie man besonders gut an jüngeren Stadien der Entwickelung an Längsschnitten sehen kann, quer zu der Länge des Sehnerven und zwar in manchmal sehr langen, parallelen Reihen (ähnlich wie jene, die in Fig. 15, Taf. II, dargestellt sind). Es ist interessant, daß bei dem Eintritte in das Chiasma die Gliazellen des Sehnerven aufhören aufzutreten, so daß wir da eine scharfe Grenze vor uns haben; in dem Chiasma fehlen sie fast ganz (junge Stadien von Lacerta!).

Immer liegen die Gliazellen in einer großen Anzahl solcher longitudinaler Reihen; nur bei *Platydactylus mauritanicus* sind jene Reihen weniger zahlreich, und die Gliazellen sind mehr in der Mitte des dünnen Sehnerven konzentriert. Vielleicht können wir dies Verhalten als ein primitiveres auffassen.

Das Bindegewebe in dem Opticus läßt sich immer von den neuroglialen Septen gut unterscheiden, sowohl durch seine Farbe wie auch durch einen anderen Habitus der Kerne (vgl. Taf. I Fig. 18 rechts); es ist in dem Opticus ziemlich spärlich, es verfolgt nur die Blutgefäße, die den Opticus ziemlich reichlich versorgen und in ihm ein Netz bilden, sonst ist es nur hie und da in größerer Menge zwischen den einzelnen Strängen von Nervenfasern vorhanden und hilft da öfter auch die Septa zwischen den-

---

1) Unsere Fig. 19, Taf. I, zeigt ein ganz ähnliches Verhalten bei dem Opticus von einem Tropidonotusembryo.

selben bauen. In embryonalen Stadien des Sehnerven kann man gut beobachten, wie die Blutgefäße in den Opticus eindringen, und auch da kann man meist ziemlich deutlich die Elemente des Bindegewebes von den Gliazellen unterscheiden.

Von den *Crocodiliern* untersuchte ich nur den Opticus von einem *Alligator lucius*; derselbe hatte, wie der der Saurier, eine drehrunde Form, und das Bindegewebe war in ihm ähnlich wie bei jenen Tieren gestaltet. Ueber die Gliazellen kann ich hier nichts angeben. An Embryonen von *Crocodilus sp.*[1]) hat der Opticus dieselbe Form, und die Gliazellen sind über seinen ganzen Querschnitt ziemlich regelmäßig verbreitet.

Eine von der eben beschriebenen ganz verschiedene Form hat der Opticus der *Schlangen*, wie ich mich an *Tropidonotus natrix* und an *Coronella sp.* überzeugen konnte.

Der Opticus ist hier, wie bei den großen Sauriern, in einzelne Stränge geteilt; da jedoch dort die Fortsätze der Gliazellen die wichtigste und das Bindegewebe nur eine ganz nebensächliche Rolle bei der Begrenzung der Stränge spielt, werden hier die einzelnen Stränge vielleicht nur durch Bindegewebe voneinander getrennt. Es sind das Fortsätze, die von einer feinen inneren Hülle des Opticus auslaufen (einer Pia mater), die den Opticus ganz in selbständige, parallele Stränge teilen, so daß er ähnlich wie jener von Ceratodus aussieht[2]) (Taf. I, Fig. 20). Die Gliazellen liegen da nicht zwischen den einzelnen Strängen, nur hier und da liegt eine an der Oberfläche derselben, sonst sind sie alle in das Innere der einzelnen Stränge konzentriert und bilden in ihnen axiale Zellenstränge auf eine ganz ähnliche Weise, wie wir früher bei Ceratodus sahen (vgl. Taf. I, Fig. 8 mit Fig. 20).

Da wir bei früheren Stadien der Entwickelung von Tropidonotus einen Opticus sehen, der von dem der Saurier sich durch nichts unterscheidet (Taf. I, Fig. 19), müssen wir annehmen, daß der Opticus jene oben beschriebene Form ziemlich spät annimmt. Das Bindegewebe dringt reichlicher in ihn als in den der Saurier, und die Gliazellen konzentrieren sich auf eine uns nicht bekannte Weise im Inneren der Stränge.

Die Form des Sehnerven der Ophidier hat sich, wie davon besonders die eben erwähnten früheren Entwickelungsstadien der-

---

1) Aus der Präparatensammlung des Anatomischen Institutes zu Jena.

2) Nur daß bei Ceratodus die Hülle einfach ist!

selben zeugen, ganz selbständig innerhalb der Gruppe der Ophidier entwickelt und mit der sonst sehr ähnlichen Form des Sehnerven der Haifische oder besonders der Dipnoer überhaupt nichts zu thun.

VIII. Vögel und Säugetiere.

Mit der Anatomie des Sehnerven der Vögel und der Säugetiere wollen wir uns in dieser Arbeit nicht näher beschäftigen und werden uns nur auf einige allgemeinere Betrachtungen beschränken.

Die Form des Sehnerven, der cylindrisch und nur in der Nähe der Papille bei den Vögeln und manchen Säugetieren abgeplattet ist, müssen wir etwa von der des Saurier-Opticus ableiten. Während dort das Bindegewebe nur ziemlich spärlich in dem Opticus entwickelt war, finden wir hier mächtigere Balken und ganze Septa, die ein bindegewebiges Gerüst bilden, in dem die Nervenfasern verlaufen (Taf. I, Fig. 21 — Gallus). Durch dieses Bindegewebe ist in dem Opticus der *Vögel* eine Teilung der Nervenfasermasse in mehrere Stränge wenigstens angedeutet, in dem flachen, der Papille genäherten Ende desselben sogar durchgeführt; und zwar verlaufen oft, in der flachen Partie des Nerven vielleicht immer, jene Septa parallel zu einander quer an die Fläche des Nerven [1]).

Bei den *Säugetieren* ist das Bindegewebsgerüst des Opticus noch mächtiger entwickelt; bei Lepus z. B. sehe ich die Teilung in einzelne Stränge meistens nur angedeutet, während sie beim Menschen vollkommener durchgeführt ist, wie dies ohnehin aus den Arbeiten, die über den Bau desselben handeln, bekannt ist [2]).

Die Gliazellen der Vögel und Säugetiere sind über den ganzen Querschnitt desselben verbreitet; über die näheren Verhältnisse derselben verweise ich auf die in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten über dieselben, die mit Hilfe der Golgi'schen Methode durchgeführt wurden [3]).

---

1) Untersucht wurden die Sehnerven von Anas domestica, Gallus, Turdus, Strix und Picus.

2) Vergl. z. B. Schwalbe's Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane, 1878.

3) Michel, Ueber das Vorkommen der Neurogliazellen in dem Sehnerven, der Chiasma und dem Tractus opticus. Sitzb. Phys.-med. Ges. Würzburg, 1893.

Greef, Die Morphologie u. Phys. d. Spinnenzellen im Chiasma, Sehnerven und in der Retina. Arch. f. Anat. u. Phys., 1894.

Der Nervus opticus und der Nerv des Pinealorganes.

Die proximale Partie des Pinealorganes entwickelt sich bekanntlich bei den Cyclostomen, wo dieses Organ am besten entfaltet ist [1]), zu einem Nerven, der als dem Sehnerven vollkommen analog zu betrachten ist. Aus einer epithelialen Röhre entwickelt sich bei jenem, wie bei diesem, durch Einwachsen der Nervenfasern aus der Retina der definitive Nerv [2]). Die Zellen des ursprünglichen Stieles gelangen in dem Nervus pinealis zwischen die Nervenfasermasse und werden wahrscheinlich auch in Stützzellen umgewandelt. Wie ich in der Fig. 12, Taf. I (l. c.), zeichne, liegen sie oft in der Mitte des ziemlich dicken Nerven und bilden einen axialen Strang; also ist da etwas Aehnliches zu finden wie in dem Sehnerven.

Es ist sehr interessant, daß schon ein so wenig differenzierter Nerv, wie der des Pinealorganes, in einzelne parallele Stränge zerfallen kann. In mehreren Fällen fand ich eine Teilung desselben in zwei, in einem Falle eine solche in eine größere Anzahl von Strängen (Taf. I, Fig. 11, l. c.). Ich schließe daraus, daß man der Teilung des Sehnerven in einzelne durch Bindegewebe getrennte Stränge keinesfalls eine solche Wichtigkeit zuschreiben darf, wie es manchmal geschieht.

In der That finde ich, daß z. B. bei Protopterus und bei Ceratodus, die einer einzigen Tiergruppe angehören, einerseits ein einfacher, andererseits ein in viele Stränge geteilter Opticus existiert. Auch unter den Reptilien finde ich solche Unterschiede zwischen den Sauriern und den Schlangen, weiter auch unter den verschiedenen Formen der Haifische. Durch welche Umstände die Teilung bedingt ist, kann man nicht sagen; vielleicht ist sie auch von der Dicke des Sehnerven (bei der Species, nicht dagegen bei dem Individuum!) abhängig; aber auch da finden wir z. B. den dünnen Opticus der Natter geteilt, den dicken eines Varanus ungeteilt. Nicht ohne Interesse ist vielleicht der Umstand, daß sich,

---

1) Vergl. Studnička, Sur les organes pariétaux de Petromyzon Planeri. Sitzungsber. d. Kgl. böhm. Ges. d. Wiss., 1893.

2) Die Bildungsweise des Pinealnerven von Petromyzon ist eine ganz ähnliche, wie die des Sehnerven: Fig. 15, 16, 17, Taf. II, l. c.

wie ich in einem Falle konstatieren konnte, die von einer einzigen Schicht von Epithelzellen gebildete Röhre, der Stiel des rudimentären Pinealorganes (der Epiphyse) von Lophius piscatorius, wenn auch nur auf kurze Strecke, in zwei parallele Teile spalten kann [1]).

Jena, im Juli 1896.

---

1) Vergl. Fig. 12, 13, 14, Taf. I, in meiner Abhandlung: „Zur Anatomie der sog. Paraphyse des Wirbeltiergehirns.“ Sitzb. d. kgl. böhm. Ges. d. Wissensch., 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen wurden mit Hilfe einer Abbe'schen Camera lucida und der Mikroskope von C. Reichert-Wien resp. C. Zeiß-Jena gezeichnet.

Tafel I.

Fig. 1. Der Nervus opticus und ein Teil des Auges (*r* Retina; *p* Pigmentosa) von einem 30 mm langen Ammocoetes von Petromyzon Planeri. Reichert Obj. 8, Ok. 2.

Fig. 2. Ein Längsschnitt durch einen Sehnerven von einem großen Ammocoetes derselben Art. Reichert, apochrom. homog. Imm. $^1/_{12}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 3. Ein Querschnitt durch denselben Nerv. Reichert Obj. 8, Ok. 2.

Fig. 4. Ein Längsschnitt durch den Opticus von Myxine glutinosa. Reichert, aprochrom. homog. Imm. $^1/_{12}$, Komp.-Ok. 4.

Fig. 5. Ein Querschnitt durch denselben Nerv. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 6. Ein Querschnitt durch den Opticus von Protopterus annectens, in der Nähe des Gehirns.

Fig. 7. Derselbe, außerhalb des Craniums. Reichert, Obj. 6, Ok. 2.

Fig. 8. Ein Querschnitt durch den Opticus von Ceratodus Forsteri. Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 9. Ein Teil eines Längsschnittes durch den Opticus von Scyllium canicula (Formol. kons.). Zeiß, Obj. A. Ok. 2.

Fig. 10. Ein Teil aus einem Querschnitt durch den Opticus von Polypterus senegalus. Reichert, Obj. 7, Ok. 2.

Fig. 11. Ein Längsschnitt durch den Opticus einer etwa 2 cm langen Larve von Triton taeniatus. Reichert, homog. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 4.

Fig. 12. Ein Querschnitt durch einen ähnlichen Nerv. Reichert, apochr. homog. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 4.

Fig. 13. Ein Querschnitt durch den Opticus einer in der Metamorphose begriffenen Larve von Pelobates fuscus. Reichert, Obj. 6, Ok. 2.

Fig. 14. Ein Querschnitt durch die untere Partie des Zwischenhirns von Salamandra maculata mit dem Sehnerven, den Rest des zelligen embryonalen Stieles des Auges zeigend. Reichert, Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 15. Ein Längsschnitt durch den Opticus von einer entwickelten Salamandra maculata, die Verteilung der Gliazellen zeigend (etwas schematisiert). Zeiß, Obj. D, Ok. 2.

Fig. 16. Teil eines Querschnittes durch den Opticus von Bufo variabilis. Zeiß, Obj. D, Ok. 2.

Fig. 17. Ein Querschnitt durch den Opticus von Emys europaea. (Die äußere Hülle desselben ist nicht gezeichnet.) Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 18. Ein Teil aus einem Querschnitt durch den Opticus von Varanus sp. Aus einer Partie desselben, wo das Bindegewebe sehr spärlich ist; nur rechts sieht man einen Strang desselben (*b*). (*bg* ein Blutgefäß; *g* Fortsätze der Gliazellen.) Zeiß, Obj. D, Ok. 2.

Fig. 19. Ein Querschnitt durch den Opticus eines etwa 1 cm langen Embryos von Tropidonotus natrix. [Das Lumen des Ventrikels ist noch erhalten (*v*), an einer Seite desselben haben die Zellen noch den Charakter epithelialer Zellen (*e*), während an der anderen sich die Gliazellen (*g*) bilden.] Zeiß, Obj. D, Ok. 2.

Fig. 20. Ein Teil aus einem Querschnitt des Opticus von Tropidonotus natrix (erwachsenes Exemplar). Die äußere Hülle — *a*; die innere (Pia mater), die die Septa zwischen den einzelnen Strängen der Nervenfaser bildet, — *i*. Reichert, Obj. 8, Ok. 2.

Fig. 21. Ein Teil aus einem Querschnitt durch den Opticus von Gallus domesticus. Zeiß, Obj. A. Ok. 2.

Tafel II.

Querschnitte von Sehnerven der Selachier, Ganoiden und Teleostier. Bei der Reproduktion auf die Hälfte verkleinert.

Fig. 1. Chimaera monstrosa. (Die Kerne der Gliazellen sind eingezeichnet.) Reichert, Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 2. Scyllium canicula. (Vergl. auch Fig. 9, Taf. I.) Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 3. Hexanchus griseus. Reichert, Obj. 2, Ok. 3.

Fig. 4. Mustelus vulgaris. Reichert, Obj. 2, Ok. 3.

Fig. 5. Alopias vulpes. Reichert, Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 6. Carcharias sp. Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 7. Squatina angelus. Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 8, 9. Acanthias vulgaris. (Von zwei verschieden großen Exemplaren.) Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 10 a—e. Acipenser sturio. a aus der Nähe des Chiasma, e aus der Nähe der Papilla n. opt. Reichert, Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 11 a, b. Polypterus senegalus. (Vergl. auch Taf. I, Fig. 10.) Reichert, Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 12. Lepidosteus osseus. Reichert, Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 13. Serranus cabrilla. (Aus der Nähe des Auges; rechts sind die einzelnen Falten noch deutlich, links sind sie schon in kleinere Teile zerfallen und der ursprüngliche Bau des Nerven nicht mehr deutlich.) Reichert, Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 14. Lophius piscatorius. Reichert, Obj. 2, Ok. 3.

Fig. 15. Blennius ocellatus. (Der Opticus während des Durchtrittes der Sclera.) Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 16. Ophidium barbatum. Zeiß, Obj. A, Ok. 2.

Fig. 17. Hippocampus sp. Reichert, Obj. 3, Ok. 2.

Fig. 18 a—c. Solea sp. (Fig. a aus der Nähe des Chiasma n. opt. In der Fig. b sind die Blutgefäße eingezeichnet.) Reichert, Obj. 2, Ok. 3.

Fig. 19. Arnoglossus lanterna. Reichert, Obj. 2, Ok. 3.

Die systematische Verwertbarkeit der Kiemen bei den Lamellibranchiaten.

Von

Eduard L. Rice.

Hierzu Tafel III u. IV.

Wenn auch die Klasse der Lamellibranchiaten im ganzen eine sehr einheitliche und scharf begrenzte Gruppe des Tierreichs darstellt, ja sogar eine der am besten markierten, so bemerkt man doch in der weiteren Einteilung derselben eine auffallende Verschiedenheit der Meinungen. Wie groß diese Verschiedenheit ist, sieht man an einer vergleichenden Uebersicht der systematischen Darstellungen, die in einer Reihe von Hauptwerken der Zoologie und Paläontologie sowohl wie auch der speciellen Konchyliologie Anwendung gefunden haben.

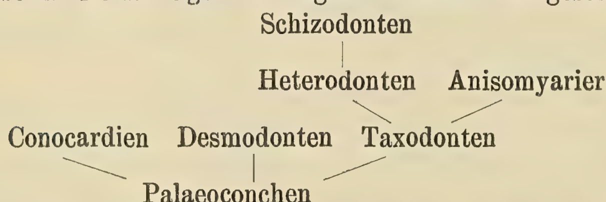
Das erste Einteilungsprinzip, das dauernd in der Systematik Geltung behalten hat, ist wohl dasjenige von Lamarck. Nach einem früheren Versuch (29), die „coquilles bivalves" als „irrégulières" und „régulières" zu unterscheiden, hat er (30) die Einteilung in „conchifères dimyaires" und „monomyaires" vorgeschlagen, ein Verfahren, das von vielen neueren Autoren, wenn auch in etwas veränderter und eingeschränkter Weise, Nachahmung gefunden hat. Seine weitere Einteilung nach der Form des Fußes und der äußerlichen oder innerlichen Lage des Ligamentes sind weniger glücklich ausgefallen.

Eine andere Einteilung, die großen Beifall gefunden hat, ist diejenige von Fleming (16), welcher zwei große Ordnungen nach

dem Vorhandensein von Siphonen oder dem Mangel derselben unterschied. Als supplementärer Charakter wird gewöhnlich nach dem Vorschlag von d'Orbigny (41) die Form des Manteleindruckes unter den Siphoniaten berücksichtigt; während unter den Asiphoniaten die Lamarck'sche Einteilung nach der Zahl der Adduktoren beibehalten wird, gewöhnlich aber mit Bronn's Verbesserung (3), nach welcher man die drei Abteilungen Homomyaria, Heteromyaria und Monomyaria unterscheidet. Diese Klassifikation finden wir mit geringfügigen Verschiedenheiten in Leunis (34) und in älteren Auflagen resp. Werken von Claus (5), v. Zittel (58) und Hertwig (21).

Die Notwendigkeit betonend, möglichst viele Merkmale zu berücksichtigen, unterschied Stoliczka (52) zehn große Ordnungen, die hauptsächlich auf dem Grade der Verwachsung der Mantelränder beruhen. Dieses System ist von Carus angenommen worden (4).

Es sind in den letzten Jahren einige grundlegende Schriften über die Systematik der Muscheln erschienen, unter denen eine Reihe Arbeiten von Neumayr (38, 39, 40) eine hervorragende Stelle verdienen. Diese rein konchyliologisch, meist paläontologisch gehaltenen Artikel berücksichtigen fast ausschließlich die Beschaffenheit des Schlosses. In seiner letzten, erst nach seinem Tode und in unvollendeter Form erschienenen Schrift (40) unterscheidet Neumayr acht Ordnungen. Für die eine derselben, die der Pachyodonten, wurde das schon veraltete Manuskript nicht abgedruckt. Die anderen sieben Ordnungen sind nach ihren phylogenetischen Beziehungen im folgenden Schema dargestellt.



Dieser Klassifikation haben sich Claus (6) und bis zu einem gewissen Grade auch v. Zittel (59) angeschlossen. Letzterer läßt die rein paläontologischen (Solenomya ausgenommen) Ordnungen der Palaeoconchen und Conocardien wegfallen und vereinigt die Taxodonten, Pachyodonten, Heterodonten (mit Einschluß der Schizodonten) und Desmodonten als Unterordnungen zu der Ordnung der Homomyaria, welcher gegenüber die Neumayr'sche Ordnung der Anisomyaria erhalten bleibt.

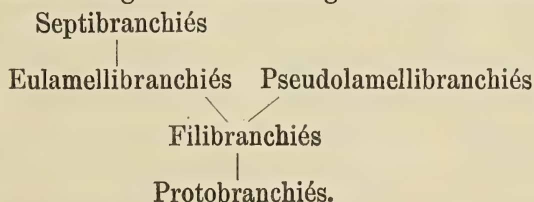
Nach dem Erscheinen der ersten Arbeit von Neumayr, aber unabhängig von ihr, hat Dall eine Schrift herausgegeben (10), worin er auch die systematische Wichtigkeit der Schloßstruktur betont und ein System kurz darstellt, das mit dem Neumayr'schen auffallende Aehnlichkeit zeigt.

Eine andere vortreffliche, hauptsächlich paläontologische Arbeit ist diejenige von Jackson über die „Aviculidae and their Allies" (24). Darin deutet der Verfasser auf den phylogenetischen Wert der embryonalen Schale, des „Prodissoconch", hin. Diese Schrift ist in gewisser Hinsicht eine Ergänzung zu der Neumayr'schen Abhandlung, die gerade in der Besprechung der Anisomyaria unvollkommen ist.

Unter den neueren zoologischen Untersuchungen tritt die Tendenz in den Vordergrund, die äußerlichen, sich auf den Schalen ausprägenden Merkmale zu verlassen und das Hauptgewicht auf Charaktere der inneren Anatomie zu legen, ohne Rücksicht auf ihre paläontologische Anwendbarkeit. Unter diesen Merkmalen spielen die Kiemen eine Hauptrolle; sie werden aber auf sehr verschiedene Weise von den Autoren angewandt.

So z. B. berücksichtigt Fischer (15) nur die Zahl der Kiemenblätter, und unterscheidet, wohl nach der Analogie der Cephalopoden, zwei Ordnungen, Dibranchiata und Tetrabranchiata.

Die Systematik von Pelseneer (44, 45, 46) dagegen gründet sich auf ein genaues vergleichend-anatomisches Studium der feineren Anatomie der Kiemen. In seiner neuesten und ausführlichsten Abhandlung (46) unterscheidet er fünf Unterklassen, die phylogenetisch in folgender Reihenfolge zu ordnen sind.



Wie aus den Namen hervorgeht, entsprechen diese Gruppen fünf von Pelseneer unterschiedenen Kiementypen. Diese Einteilung ist schon von Lang (31) angenommen.

Zwei neuerdings erschienene systematische Darstellungen von Grobben sind hauptsächlich auf die Systeme von Neumayr und Pelseneer basiert. In der früheren (17) ist die Uebereinstimmung mit Neumayr sehr ausgesprochen; in der zweiten (18) dagegen ist die Abweichung viel größer. Auffallend ist die Gegenüber-

stellung der sehr kleinen Ordnung Protobranchiata (nur Nuculiden, Solenomya und ein Teil der ausgestorbenen Palaeoconchen) und der enormen, alle anderen Muscheln einschließenden Ordnung Autolamellibranchiata.

Zum Schluß sei erwähnt die provisorisch aufgestellte Systematik von Hertwig (22), der mit Berücksichtigung einer ganzen Reihe Charaktere — nämlich Kiemen, Schloß, Ligament (ob amphidet oder opisthodet) — die zwei Ordnungen Protoconchen und Heteroconchen unterscheidet.

Abschätzung der allgemein angewandten Merkmale.

Die Uebersicht, die ich von einigen wichtigen Systemen gegeben habe, läßt erkennen, wie weit die Anschauungen bei der Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Lamellibranchier auseinandergehen. Der Grund ist darin gegeben, daß die einzelnen Systematiker verschiedene Organe, und zwar ein jeder gewöhnlich nur ein einziges als Grundlage ihrer systematischen Betrachtungen gewählt haben; Lamarck die Bildung der Schließmuskel; Fleming die Beschaffenheit des Mantels; Neumayr das Schloß; Fischer die Zahl und Pelseneer die Struktur der Kiemen.

In der That zeigt jeder dieser Apparate eine große Umbildungsfähigkeit und dementsprechend verschiedene Formzustände, die für eine systematische Verwendung sehr geeignet sind. Jeder Apparat weist bei einem Teil der Arten primitive Verhältnisse, bei anderen verschiedene Grade höherer Differenzierung auf.

Was den Mantelrand anlangt, so ist jedenfalls das ursprünglichste Verhalten bei jenen Formen zu suchen, bei welchen gar keine Verwachsung vorkommt. Ein Fortschritt wird dadurch angebahnt, daß linke und rechte Mantelfalte an einigen Stellen verwachsen; noch später werden die Mantelränder hinten zu Siphonen ausgezogen. Die Ausbildung der Mantelbucht steht in Korrelation mit der Entwickelung von Siphonen.

Bezüglich der Adduktoren kann man zweifelhaft sein, welcher Zustand der ursprüngliche ist. Die Glochidiumlarve der Unioniden deutet auf die Monomyarier als Stammform hin. Dagegen sprechen die neueren Untersuchungen über Ostrea für die entgegengesetzte Meinung, daß die Monomyarier von den Homomyariern abstammen. Mit dieser Ansicht stehen auch die Angaben der Paläontologie in

Uebereinstimmung. Mit der Mehrzahl der neueren Autoren halte ich es für gerechtfertigt, in den Homomyariern den ursprünglichen Zustand zu erkennen, von welchem die Monomyarier durch Vermittelung der Heteromyarier durch allmähliche Rückbildung des vorderen Adduktors abzuleiten sind.

Beim Schloß ist auseinanderzuhalten die Beschaffenheit der Zähne und die Lage des Ligamentes.

In Bezug auf die Lage des Ligamentes sind wiederum zwei Punkte zu unterscheiden: Erstens, ob das Band äußerlich oder innerlich ist, und zweitens, ob dasselbe opisthodet oder amphidet ist. In beiden Punkten kann kein Zweifel sein, was man als das ursprüngliche Verhalten anzusehen hat. Das äußerliche, amphidete Ligament wird von allen als der primitive Typus erkannt; Verlagerung nach innen und Verschiebung nach hinten sind dagegen Zeichen von Differenzierung.

Schwieriger ist es festzustellen, in welcher Weise sich die verschiedenen Formen der Schloßzähne entwickelt haben mögen.

Immerhin sind auch hier die Hauptzüge ziemlich erkannt. Wir wollen im folgenden drei Typen der Bezahnung unterscheiden: das zahnlose Schloß, das taxodonte Schloß und das heterodonte Schloß, letzteres im weitesten Sinne des Wortes. Die Zahnlosigkeit stellt zweifellos in vielen Fällen den ursprünglichsten Typus dar. Die taxodonte Anordnung, die bei den ältesten bekannten Muscheln vorkommt, ist weiterhin für ursprünglicher zu halten als die heterodonte, welche den höchsten Grad der Differenzierung darbietet.

Endlich bezüglich der Kiemen sind sowohl Zahl wie auch Struktur zu berücksichtigen. In erster Hinsicht beschränke ich mich auf die Bemerkung, daß die Tetrabranchiaten ursprünglicher sind als die Dibranchiaten, nicht umgekehrt, wie Fischer will. Die verschiedenen Formen der Kiemenstruktur übergehe ich, da ich später ausführlich auf sie zurückkomme.

Wären die verschiedenen Formzustände eines Organes die Glieder einer einzigen fortlaufenden Reihe, so müßte im großen und ganzen in der Umbildung der verschiedenen Organe ein großer Parallelismus herrschen. Es müßte das vergleichende Studium der verschiedenen Organe im wesentlichen zu den gleichen systematischen Resultaten führen. Nur insofern könnten sich Differenzen ergeben, als die Fortentwickelung bei einem Organe sich früher bemerkbar gemacht haben könnte als bei einem anderen.

Diese Voraussetzungen treffen nun aber ganz und gar nicht

zu. Wenn wir z. B. die Siphonenbildung ins Auge fassen, so ergiebt sich, daß Verwachsungen des Mantelrandes zu Siphonen bei Leda und Yoldia unter den Nuculiden, bei Dreissensia unter den Mytiliden, bei Mutela unter den Najaden vorkommt, d. h. bei vereinzelten Gattungen von Familien, die sonst durch den Mangel der Siphonen charakterisiert sind.

Kaum weniger auffallend ist die riesige Entwickelung der Siphonen bei Mya und besonders bei Adacna im Vergleich mit den kurzen Röhren bei den nächst verwandten, zu denselben Familien gehörigen Gattungen Corbula und Cardium. Eine nahe phylogenetische Verwandtschaft dieser mit langen Siphonen versehenen Formen ist vollkommen ausgeschlossen. Es folgt somit als notwendiger Schluß, daß die Siphonenbildung ein Prozeß ist, der sich wiederholt vollzogen haben muß.

Bezüglich der Muskulatur liegen die Verhältnisse keineswegs so klar. Abgesehen von den typischen Monomyariern kommt ein einziger Schließmuskel bei mehreren vereinzelten Formen, wie bei Mülleria, Tridacna und Hippopus vor. Doch ist die Bedeutung dieser Formen etwas zweifelhaft. Bei jungen, nicht embryonalen Exemplaren von Mülleria finden wir zwei Muskeln, wovon der vordere bei zunehmender Größe und Festwachsung des Tieres verloren geht. Bei Hippopus und Tridacna soll der einzige Schließmuskel nach Neumayr (40) durch Verwachsung von zwei Muskeln entstanden sein, ein Vorgang, der schwierig zu erklären ist, wenn man berücksichtigt, daß der vordere Adduktor dorsal, der hintere ventral vom Darm liegt. Ebenso zweifelhaft ist die Erklärung der zwei ziemlich gleichwertigen Schließmuskeln bei der zu den Heteromyariern gezählten Gattung Dimya. Es ist bei dieser Form fraglich, ob die zwei Muskeln ohne weiteres mit jenen der Homomyarier zu homologisieren sind.

Im allgemeinen ist aber zuzugeben, daß dieses Einteilungsprinzip ein ziemlich natürliches ist. Gegen dasselbe ist hauptsächlich hervorzuheben die auffallende Ungleichwertigkeit der zu unterscheidenden Gruppen und die unbestimmte Grenze zwischen Homomyariern und Heteromyariern.

Wenn wir die Schloßstruktur betrachten, finden wir die Verhältnisse ungefähr wie bei der Siphonenbildung. Zahnlosigkeit wurde als ein im allgemeinen primitiver Charakter erwähnt, aber wenn wir sie bei Repräsentanten der Najaden (Anodonta) und Cardiiden (Adacna) sowohl wie bei den höchst primitiven Solenomya; bei den meisten Monomyariern sowohl wie bei vielen der

Desmodonten NEUMAYR's finden, ist es klar, daß die Zahnlosigkeit eine ganz verschiedene Bedeutung hat, daß sie nicht nur einen primitiven Zustand darstellt, sondern auch vielfach durch Rückbildung entstanden ist. Ebenso läßt sich das taxodonte Schloß von Iridina und einigen Muteliden höchstens als ein atavistischer Rückschlag auf den ursprünglichen taxodonten Typus zurückführen.

Um zu zeigen, daß die Verlagerung des Ligaments ins Innere sich ebenfalls mehrfach vollzogen hat, genügt es, einige wenige Formen zu erwähnen, bei welchen das Ligament innerlich liegt, während die nächstverwandten Arten oder Familien mit äußerlichem Bande versehen sind. Ich füge die mit äußerem Ligament versehenen verwandten Arten in Klammern bei. Limopsis (Arciden), Crassatelliden (Astartiden), Scrobiculariiden (Telliniden), Mesodesmiden (Donaciden).

Dagegen findet man in der Lage des Ligamentes zum Wirbel keine solche Regellosigkeit. Mit wenigen Ausnahmen ist das amphidete Ligament auf die Anisomyarier beschränkt, und die Ausnahmen unter den Homomyariern sind primitive Formen, die ein Merkmal der Urmuschel haben gut beibehalten können — Nuculiden, Arciden, Najaden und vielleicht Trigoniiden.

Endlich ist die systematische Gruppierung nach der Zahl der Kiemenblätter nicht weniger unnatürlich. Diese Klassifikation wurde von FISCHER keineswegs konsequent durchgeführt, denn unter seiner Gruppe der Dibranchiaten finden sich eine ganze Reihe Formen, die wirklich vier Kiemenblätter besitzen. Aber abgesehen von diesem Einwurf, würde uns dieses Einteilungsprinzip zwingen, die zweikiemigen Lucinen von den vierkiemigen Ungulinen und ebenso Dimya von Anomia weit zu trennen. Ja, nach den Angaben von VALENCIENNES (55) müßten wir sogar die einheitliche Gattung Tellina spalten und teils zu den Dibranchiaten, teils zu den Tetrabranchiaten rechnen.

Die obigen Erörterungen zeigen, daß man ein bestimmtes Merkmal nicht ohne weiteres verwerten kann, sondern daß man es für jeden einzelnen Fall auf seine Verwendbarkeit prüfen muß. Dies kann nur geschehen, wenn man es in Vergleich zieht mit der Beschaffenheit anderweitiger systematisch wichtiger Organe. In dieser Weise gedenke ich im folgenden den Bau der Kiemen auf seinen systematischen Wert hin zu prüfen. Zum Vergleich werde ich hauptsächlich die Schloßstruktur heranziehen, teils weil dieselbe ein scharf getrenntes, in keinem Zusammenhang mit den

Kiemen stehendes Merkmal darstellt, teils weil hier die Neumayr'sche Darstellung vorliegt, die mit ihren zahllosen Detailangaben für Vergleiche eine sichere Grundlage bietet. Ab und zu wird es zweckmäßig sein, auf die Ergebnisse der Paläontologie zu verweisen. Alle paläontologischen Angaben, wenn keine andere Autorität angeführt ist, sind aus dem neuesten Werke von Zittel (59) genommen.

Material und Methoden.

Ich habe den Kiemenbau bei Repräsentanten fast aller wichtigen Gruppen der Lamellibranchier untersucht. In einigen Fällen ist die Untersuchung nur flüchtig gewesen und wurde nur unternommen, um Angaben anderer Beobachter zu prüfen; in anderen Fällen dagegen habe ich die Anordnung und feinere Struktur der Kiemen genau studiert. Die genauer untersuchten Formen sind in der folgenden Liste mit einem Sternchen bezeichnet.

Nucula nitida Sow.
Leda pernula C. J. Müll.
*Arca transversa Say.
Arca pexata Say.
*Modiola plicatula Lam.
Lithodomus dactylus Sow.
*Mytilus edulis Lin.
*Dreissensia polymorpha Pall.
*Pecten opercularis Lin.
Pecten Jacobaeus Lin.
Pecten irradians Lam.
*Anomia ephippium Lin.
*Ostrea virginiana Lister.
*Astarte fusca Poli.
*Cardita calyculata Lin.
*Cardita sulcata Brug.
Galeomma sp.?
*Lucina ramulosa Gould.
*Loripes Philippiana Reeve.
*Corbula gibba Olivi.
*Mya arenaria Lin.
*Cyprina islandica (Lin.)
*Mactra stultorum Lin.
*Batissa tenebrosa Hinds.
Corbicula biformis Reinh.
*Cyclas sp.?
*Cardium edule Lin.
Chama pellucida Brod.
*Cytherea chione Lin.
*Venus verrucosa Lin.
Venus mercenaria Lin.
Tapes virginea Lin.
*Petricola pholadiformis Lam.
*Asaphis dichotoma Anton.
*Donax serra Chemn.
*Donax politus Poli.
*Donax trunculus Lin.
*Psammobia vespertina Lin.
*Macha candida Ren.
*Solen ensis Lin.
Solen vagina Lin.
*Capsa fragilis Lin.
*Tellina planata Lin.
*Tellina nitida Poli.
*Scrobicularia piperata (Gmel.).
*Thracia papyracea Poli.
*Teredo navalis Lin.

Ueber die Konservierung kann ich mich kurz fassen. Da ich mich nicht mit histologischen Feinheiten beschäftigen wollte, wurde keine besondere Vorsicht in der Konservierung verlangt. In der

That habe ich in vielen Fällen gute Resultate von einfachem Spiritusmaterial erhalten. Nur bei der Beobachtung der Verwachsungen der Kiemen mit benachbarten Teilen ist die größte Vorsicht notwendig. Hier bedürfen alle Angaben einer Nachprüfung an lebenden Tieren, was mir leider häufig unmöglich gewesen ist.

Unter den Beobachtungsmethoden ist die Untersuchung von Schnittserien am wichtigsten. Ich habe Schnitte nicht nur senkrecht zu den Kiemenfilamenten geführt, sondern auch parallel zu der Oberfläche des Blattes, und endlich senkrecht zu der Oberfläche und parallel zu den Filamenten. Statt der Flächenschnitte habe ich, besonders bei dünnen Kiemenformen, Totalpräparate des gespaltenen Blattes höchst lehrreich gefunden. Bei den Fadenkiemen erlangte ich die besten Resultate durch das Freipräparieren der einzelnen Filamente, eine Methode, die jedoch der Ergänzung bedarf durch das Studium von Schnitten. Es war auch hie und da notwendig, frontale Schnitte durch das ganze Tier zu führen, um die Verhältnisse der zwei Kiemenblätter zu einander und zu benachbarten Körperteilen festzustellen.

Im Mai 1894 fing ich meine Untersuchungen an. Seitdem habe ich dieselben ausgeführt in dem Zoologischen Institut der Münchener Universität unter der Leitung von Professor Richard Hertwig, welchem ich mit Freuden meinen herzlichsten Dank ausspreche für seinen wissenschaftlichen Rat und konstante freundliche Hilfe.

In der Verschaffung von Material haben mir Professor H. W. Conn in Middletown, Prof. K. Möbius, Direktor des Berliner Museums, Professor C. Brandt der Universität zu Kiel und Dr. Bruno Hofer, Privatdozent an der Münchener Universität, Beistand geleistet. Ich ergreife gerne die Gelegenheit, diesen geehrten Herren an dieser Stelle für ihre Güte verbindlichst zu danken. Auch bin ich dem Herrn Dr. Birkner für die Korrektur der Arbeit in sprachlicher Beziehung zu großem Danke verpflichtet.

Darstellungsweise.

Bei meiner Darstellung gedenke ich in folgender Weise zu verfahren. Zuerst werde ich eine zusammenhängende allgemeine Darstellung der Hauptpunkte der Kiemenstruktur geben und nebenbei meine Terminologie feststellen und erläutern. Dann erst

werde ich zu der detaillierten Besprechung der von mir untersuchten Muscheln übergehen. Ich beabsichtige zunächst noch nicht eine vollkommene und abgeschlossene Abhandlung über alle die Formen, die ich untersucht habe, zu liefern. Einige isolierte Formen, und besonders die große wenig einheitliche Gruppe, die Neumayr als Desmodonten bezeichnet hat, werde ich für jetzt beiseite lassen, in der Hoffnung, nach weiter fortgesetzten Studien auf sie noch einmal zurückzukommen. Die Arten, auf welche ich mich in dieser Arbeit beschränken werde, gedenke ich gruppenweise zu behandeln, wobei solche Formen zusammengestellt werden sollen, welche nach meiner Ansicht phylogenetisch verwandt sind. Ich unterscheide fünf solcher Gruppen, die ich nach typischen Vertretern bezeichne: Nucula-, Arca-, Pecten-, Astarte- und Venus-Gruppe. Bei jeder Formenreihe werde ich zunächst die wichtigsten Merkmale der Kiemenanatomie hervorheben und nachher die phylogenetischen Beziehungen der Formen untereinander und zu anderen Gruppen besprechen. Zum Schluß bleibt es dann nur noch übrig, in wenigen Worten meine Ansichten über die systematische Verwertbarkeit der Kiemen zusammenzufassen.

Allgemeine Besprechung der Kiemen.

Der typisch ausgebildete Kiemenapparat der Muscheln besteht auf jeder Seite aus zwei nach unten hängenden Blättern, die dorsal von einer gemeinsamen Achse getragen werden. Wegen der Verschiedenheit in der Anwendung des Wortes „Kieme“, das bald den ganzen Apparat von einer Seite, bald nur eins der zwei Blätter bedeuten soll, erscheint es mir zweckmäßig, die klare, von Lang (31) angewandte Bezeichnung Ctenidium für das Ganze zu benutzen, die Bezeichnung Kiemenblatt für die Hälfte anzuwenden.

Es wird jedoch manchmal bequemer sein, von den „Kiemen“ zu sprechen, wobei das Wort allgemein und ohne Rücksicht auf einen bestimmten morphologischen Teil benutzt werden soll.

Die Kiemenachse kann sehr verschiedenartig ausgebildet sein. Bei einigen Muscheln ist sie stark fleischig verdickt und erhebt sich am hinteren Ende von der Körperwand frei in die Mantelkammer, in welchem Fall man am besten von einem Kiementräger sprechen kann. Bei anderen ist die Achse auf ein Minimum reduziert, wodurch die Kiemenblätter fast unmittelbar

auf dem Körper sitzen. Zwischen diesen Extremen kommen allerlei Uebergänge vor.

Nicht weniger variabel sind die Kiemenblätter, resp. ihre morphologischen Aequivalente. Bei einigen wenigen Gattungen (z. B. Nucula) finden wir auf der Achse zwei Reihen von zarten dreieckigen Platten, Kiemenblättchen, die ihre Flächen nach vorn und hinten wenden. Nach unten bilden die zwei Reihen mit einander eine seichte Rinne. Diesem Typus des Ctenidiums giebt man den Namen Kammkieme. Bei anderen Formen (z. B. Amusium Dalli) sind die Blättchen zu langen herabhängenden Fäden ausgezogen, den Kiemenfilamenten. Die seichte Rinne des ersten Typus ist jetzt zu einer tiefen V-förmigen, nach unten offenen Spalte geworden, dem Interbranchialraum der Autoren. In diesen Filamenten resp. Blättchen erblicken wir die morphologischen Einheiten der Kiemen. Sie bestehen aus einer durch Stützsubstanz umfaßten Blutbahn, dem Filamentgefäß und einem stellenweise flimmernden Epithelüberzug. Bei den Blättchen der Kammkieme ist das Filamentgefäß selbstverständlich sehr stark abgeplattet. Bei der großen Mehrzahl der Muscheln erleiden die Filamente eine weitere Umwandlung dadurch, daß ihre unteren Enden nach oben umgebogen sind, und zwar die Filamente der inneren (d. h. dem Körper benachbarten) Reihe nach innen, diejenigen der äußeren (dem Mantel benachbarten) Reihe nach außen. Dadurch nimmt der Frontalschnitt des Ctenidiums die Gestalt eines W an. Die neu entstandenen umgebogenen Teile der Filamente werden als aufsteigende Schenkel bezeichnet; die ursprünglichen direkten als absteigende Schenkel. Dabei ist zu bemerken, daß Bonnet (2) die Termina „aufsteigend" und „absteigend" im umgekehrten Sinne anwendet.

Die Beziehungen der Filamente einer und derselben Reihe zu einander können sehr verschieden sein. Die benachbarten Filamente können vollkommen unabhängig von einander sein. In den meisten Fällen dagegen werden die Filamente durch interfilamentäre Verbindungen unter einander verbunden. Die Verbindung wird bei einigen Gattungen nur durch das Ineinandergreifen von auffallend langen Cilien hergestellt, die gruppenweise von rundlichen Epithelpolstern, Wimperscheiben, getragen werden. Die Wimperscheiben stehen von einander ziemlich gleich weit entfernt auf den vorderen und hinteren Flächen der Filamente. Bei den meisten Muscheln kommen Verbindungsbrücken vor, die aus Bindegewebe und einem Epithelüberzug bestehen, und

die wenigstens in allen von mir genau untersuchten Formen ein Gefäß enthalten. Dabei ist auch ein Faserbündel zu erkennen, das oft als muskulös erklärt wird. Dadurch daß die interfilamentären Verbindungen in geraden, zu den Filamenten senkrecht verlaufenden Reihen geordnet sind, erhält jede Filamentreihe die Gestalt eines feinen Gitterwerkes mit rechteckigen Maschen. Bei der Ausbildung der oben beschriebenen vaskularisierten interfilamentären Verbindungen ist jede Reihe von absteigenden Filamentschenkeln zu einer absteigenden Lamelle vereinigt; jede Reihe von aufsteigenden Filamentschenkeln zu einer aufsteigenden Lamelle. Infolgedessen heißt dieser Typus die lamellöse Kieme oder Blattkieme. Die entsprechenden Gebilde werden Pseudolamellen genannt bei denjenigen Formen, bei welchen interfilamentäre Verbindungen fehlen oder nur durch Wimperscheiben dargestellt sind. Diese Kiemen werden als filamentäre oder Fadenkiemen bezeichnet. Eine absteigende Lamelle resp. Pseudolamelle und die entsprechende aufsteigende Lamelle oder Pseudolamelle bilden gemeinsam ein Kiemenblatt.

Von den interfilamentären Verbindungen sind die interlamellären zu unterscheiden, welche die zwei Lamellen, resp. Pseudolamellen eines Blattes vereinigen. Diese können ganz fehlen. Wenn sie vorhanden sind, enthalten sie bei allen von mir studierten Formen eine Blutbahn, was von Pelseneer (46) bei mehreren Gattungen geleugnet wird. Bei einigen wenigen Muscheln besteht die Verbindung aus einer dünnen, hohlen, membranartigen Platte, die sich von der Umbiegungsstelle mehr oder weniger weit nach oben erstreckt zwischen den zwei zusammengehörigen Schenkeln eines Filamentes. Bei anderen sind die breiten Platten zu einzelnen gefäßhaltigen Strängen umgebildet. Diese können einen kurzen Verlauf haben, senkrecht von einem Schenkel zum andern oder sie können sich als eine Wulst auf der Innenseite einer Lamelle eine Strecke weit fortsetzen, um dann schräg zur anderen Lamelle hinüberzuspringen. Aus dem letztgenannten Typus entstammen wohl die dicken, gefäßreichen Platten, welche sich bei den meisten kompliziert gebauten Kiemenblättern von unten nach oben zwischen die Lamellen erstrecken und den Interlamellarraum in eine Reihe sogenannter Kiemenfächer teilen. Oefters stehen diese Platten in Verbindung mit mehreren Filamenten. Wo interfilamentäre und interlamelläre Verbindungen stark ausgebildet sind, können sie auf der Innenfläche der Lamelle zu einem starken blutführenden Netzwerk, dem sublamellären Gewebe verschmelzen.

Interessant ist die Korrelation in der Entwickelung von interfilamentären und interlamellären Verbindungen. Nach meinen Beobachtungen und den mir bekannten Angaben können die Verhältnisse folgendermaßen ausgedrückt werden. Beim kompletten Fehlen der interfilamentären Verwachsungen fehlen auch interlamelläre Verwachsungen. Wo nur Wimperscheiben vorhanden sind, kommen manchmal gar keine interlamellären Verbindungen vor (Trigonia nach Pelseneer [46]), gewöhnlich aber membranartige Verbindungen oder der erste einfachste Typus von vereinzelten Gefäßen. Beim Vorhandensein von vaskularisierten interfilamentären Brücken sind die interlamellären Verbindungen in der Regel von kompliziertem Bau. Doch können auch einfache membranartige Verwachsungen vorkommen (Lima nach Pelseneer [46]).

Sowohl bei Blattkiemen als bei Fadenkiemen kann eine Rückbildung vorkommen, wodurch die Filamente der äußeren Reihe stark reduziert werden oder gänzlich verloren gehen. Beim Verschwinden der äußeren Filamentreihe können auch die Filamente der inneren Reihe auf den absteigenden Schenkel reduziert werden, das Ctenidium also aus einer einzigen Reihe gerader Filamente bestehen (Dimya nach Dall [9]).

Was die Anordnung der Filamente betrifft, können dieselben genau in einer Ebene liegen. Wir wollen dann von glatten ungefalteten Kiemen sprechen und sie so den gefalteten oder Riffkiemen gegenüberstellen. Bei letzteren bilden die Filamente auf einem Querschnitt, der senkrecht zu ihrer Längsachse geführt wurde, jederseits eine zu vielen kleinen Bogen ausgebuchtete Reihe. Daher alternieren auf der Oberfläche des Kiemenblatts Längsriffe und Furchen mit einander. Die interlamellären Verbindungen sind dann auf diejenigen Filamente beschränkt, welche den Grund der Furchen einnehmen. Diese Grenzfilamente können den dazwischen liegenden Zwischenfilamenten vollkommen gleichen, sie können ferner zwar ähnlich, aber ein wenig größer sein, oder endlich sie sind sehr stark umgewandelt.

Der untere freie Rand der Kiemenblätter zeigt folgende Modifikationen. Entweder gehen die absteigenden Schenkel scharf umgebogen direkt in die aufsteigenden Schenkel über; das Kiemenblatt ist glattrandig. Oder die Filamente beschrieben am Rand eine Einbuchtung. Da alle Filamente diese Einbuchtung besitzen, findet sich eine marginale Rinne auf dem Blattrand.

Der obere Rand der aufsteigenden Lamellen, resp. Pseudo-

lamellen kann ganz frei in der Mantelkammer liegen, wobei die Enden der Filamente gewöhnlich kopfartig angeschwollen oder hakenförmig umgebogen sind. Die Filamentenden können nur durch ineinandergreifende Cilien verbunden oder organisch verschmolzen sein.

Häufiger ist aber eine mehr oder weniger vollständige Verwachsung der Ränder mit benachbarten Körperteilen. Bei dem äußeren Blatte bildet sich eine Verschmelzung zwischen Kieme und Mantel oder bei starker Entwickelung des Körpers, mit diesem, meist gerade an der Ansatzlinie des Mantels. In diesem Falle setzt sich die aufsteigende Lamelle oft eine Strecke weit über die Kiemenachse nach oben fort und entwickelt sich zu einem aus einer einzigen Lamelle bestehenden dorsalen Anhang (Appendice). Beim inneren Blatt kann die aufsteigende Lamelle im vorderen Teile mit dem Körper verwachsen. Hinter dem Körper oder bei seiner Rückbildung in der ganzen Länge verwachsen diese Lamellen der zwei Ctenidien mit einander und bilden so eine Scheidewand, welche am hinteren Ende gewöhnlich mit der intersiphonalen Verwachsung der Mantelränder in Verbindung steht. Beim vollkommenen Verwachsen der Kiemenblätter unter einander und mit den Nachbarteilen ist die Trennung der Mantelhöhle in eine obere Kammer, die Cloaka, und eine untere, die Atemhöhle, eine komplette, was als der höchste Grad der Ausbildung zu betrachten ist.

Bezüglich der Cirkulationsverhältnisse in den Kiemen bleibt vieles strittig. Auf die Frage über den histologischen Charakter der Blutbahnen will ich nicht eingehen. Im Folgenden wende ich den Ausdruck „Gefäß“ in rein morphologischem Sinne für die regelmäßigen, röhrenartigen Bahnen, während ich die irregulären, manchmal sehr großen Bluträume als Lakunen bezeichne.

Bei den Fadenkiemen sind die Filamentgefäße die einzigen Blutbahnen, wie auch bei den Kammkiemen. Bei den letzten und bei denjenigen Fadenkiemen, bei welchen die aufsteigenden Filamentschenkel am oberen Ende frei sind, liegen abführende (Venen) und zuführende Gefäße (Arterien) beide in der Kiemenachse. Von dem zuführenden Gefäß fließt das Blut in den absteigenden Schenkel hinunter und den aufsteigenden hinauf, um dann denselben Weg in umgekehrter Richtung zurückzufließen. Dies ist dadurch ermöglicht, daß das Filamentgefäß durch ein zartes Septum längs geteilt ist. Dies wäre als Arca-Typus zu be-

zeichnen. Wo die Enden der Filamente verschmolzen sind (Mytilus-Typus), entwickelt sich ein längs der Kieme verlaufendes Gefäß in dem so gebildeten Saum. Von diesem zuführenden Gefäß (nach Menegaux [36] bei Mytilus, und meinen Beobachtungen bei Modiola) fließt das Blut in den aufsteigenden Filamentschenkeln hinunter und in den absteigenden hinauf zu der Kiemenachse, wo es in einem großen abführenden Gefäß gesammelt wird. Bei Mytilus geben Bonnet (2), Sabatier (49) und Sluiter (51) die Richtung der Strömung umgekehrt an.

Mit dem Eintritt und der starken Entwickelung der interfilamentären und interlamellären Verbindungen und des auf diese zurückführbaren sublamellären Gewebes werden die Filamentgefäße zum Teil durch diese in ihrer Funktion ersetzt. Die dadurch sehr komplizierten Verhältnisse sind keineswegs befriedigend erklärt; doch scheint es wahrscheinlich, daß dieselben auf die zwei besprochenen Typen zurückzuführen sind. So wäre der Kreislauf bei den Najaden nach den Angaben von Langer (32) und v. Hessling (23) mit demjenigen von Arca in Uebereinstimmung zu bringen, während die Anordnung bei Teredo und Cyclas mit dem Mytilus-Typus vergleichbar ist.

Die phylogenetische Reihenfolge ist, kurz gefaßt, folgende. Die Urform stellt die Kammkieme dar. Aus dieser entwickelt sich die einfachste Form der Fadenkieme. Der Kiementräger dieses Typus ist stark ausgebildet, die Pseudolamellen sind glatt und die Filamente vollkommen gleich untereinander. Interlamelläre und interfilamentäre Brücken fehlen ganz, die aufsteigenden Pseudolamellen bleiben frei am oberen Rande, und die Kreislaufsverhältnisse richten sich nach dem Arca-Typus. Erst bei weiterer Differenzierung entstehen Verwachsungen zwischen den einzelnen Filamenten und zwischen Kieme und Nachbarteilen. Reduzierung des Kiementrägers, Faltung der Lamellen, Umbildung der Grenzfilamente und die oben erwähnten Abänderungen der Cirkulation sind auch als Differenzierungen zu betrachten.

Um Mißverständnisse zu vermeiden muß die Bezeichnung von Schnitten genauer erklärt werden. Schnitte, die senkrecht zu der Oberfläche des Blattes geführt sind, werden als Querschnitte oder Längsschnitte bezeichnet, je nachdem sie zu den Filamenten senkrecht oder parallel geführt sind. Diesen beiden gegenüber stehen die in der Ebene des Blattes geführten Flächenschnitte.

Litteraturübersicht.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich zu einer kurzen Uebersicht der wichtigeren Litteratur über, welche sich auf die Phylogenie der Kiemen bezieht.

Unter den älteren Autoren, wie z. B. Poli (47), findet man wenig Berücksichtigung der Kiemen überhaupt. In dem Prachtwerk von Deshayes (12) dagegen sind die Angaben über Habitus und zum Teil auch Anatomie der Kiemen eingehend und genau; Vergleichungen sind aber wenig angestellt.

Erst im Jahre 1848 hat Leuckart (33) in wenigen Worten die Beziehungen der Kammkieme von Solenomya zu der Kieme einiger Gastropoden einerseits und zu den typischen Kiemenformen der Lamellibranchiaten anderseits angedeutet.

Im Jahre 1853 unterschied Hancock (19) drei Typen der Kiemenstruktur, die genau mit den im nächsten Jahre, aber ganz unabhängig, aufgestellten Typen von Duvernoy (13) übereinstimmen. Diese sind die Fadenkieme, die glatte lamellöse Kieme und die Riffkieme.

Die 1854 von Williams (57) herausgegebene Arbeit trägt nichts Neues zu der Kenntnis der Morphologie der Kiemen bei und ist so unklar und fehlerhaft gefaßt, daß sie keine besondere Berücksichtigung verdient.

Einen Fortschritt in der Klarheit der Vorstellung sowohl wie in dem anatomischen Detail finden wir in den Abhandlungen von Posner (48) und Peck (43). Der erstere, von der Untersuchung einer Reihe meist komplizierter Formen ausgehend, stellte die ganz verkehrte Ansicht auf, daß die Fadenkiemen durch Spaltung der, seiner Meinung nach, primitiven lamellösen Kiemen entstanden seien, während Peck dagegen die richtige Entstehung der Lamellen durch Verwachsung („concrescence") der Filamente betonte.

Im Jahre 1877 publizierte Bonnet (2) eine Arbeit, worin er die drei Kiementypen von Hancock und Duvernoy genauer charakterisierte, und eine vierte, die „Coulissenkieme" von Pecten, hinzufügte.

Eine wichtige Schrift wurde von Mitsukuri (37) 1881 veröffentlicht. An der Hand einer genauen histologischen Beschreibung der primitiven Kammkieme bei Nucula und Yoldia gab er in der schon von Leuckart angedeuteten Weise eine genaue Ableitung der Fadenkieme und Blattkieme.

Seit dieser Zeit ist die Geschichte der Kiemenanatomie, wenig-

stens hinsichtlich der phylogenetischen Seite, im wesentlichen in den Arbeiten von Pelseneer (44, 45, 46) enthalten. Die letzte Schrift (46), veröffentlicht 1891, ist weitaus die wichtigste. Hauptsächlich auf Grund der kompletten Uebereinstimmung der Kammkieme mit dem Ctenidium von gewissen Gastropoden faßt Pelseneer wie auch Osborn (42) die Muscheln auf als einen rückgebildeten Seitenzweig des Gastropodenstammes. Ihre unmittelbaren Vorfahren sollen die Rhipidoglossen sein oder, genauer gesagt, ein hypothetisches Verbindungsglied, die Prorhipidoglossen.

Fünf Kiementypen werden unterschieden, von denen der erste, die Kammkieme, schon erwähnt ist. Dieser Form entspricht die Unterklasse Protobranchiata. Der zweite Typus geht aus dem ersten hervor und stimmt mit denjenigen Fadenkiemen (wie oben charakterisiert) überein, bei welchen die Filamente alle gleich untereinander sind. Solche Kiemen sind für die Filibranchiaten charakteristisch. Diesen gegenüber enthält die dritte Unterklasse, Pseudolamellibranchiata, die Muscheln mit gefalteten Kiemen, sowohl lamellösen wie auch filamentären, bei welchen die Grenzfilamente stark differenziert sind. Auffallend bei dieser Gruppe ist, daß Pelseneer für sie eine doppelte Abstammung annimmt, zum Teil (Aviculiden) aus den Mytiliden, zum Teil (Pectiniden) aus den Arciden. Der vierte Typus ist der der typischen lamellösen Kiemen, Eulamellibranchiata. Die Lamellen können glatt oder gefaltet sein, aber im letzteren Fall sollen die Formen, bei welchen die Grenzfilamente differenziert sind, ausgeschlossen werden. Indessen geschieht dies nur in einem Teil der Fälle. Diese Gruppe soll ihren Ursprung aus den Filibranchiaten nehmen und zwar aus der Familie der Mytiliden. Anderseits dient sie als Ausgang für die letzte Unterklasse, die Septibranchiata. Bei diesen merkwürdigen, durch die Arbeiten von Dall (7, 8) und Pelseneer (44) bekannt gemachten Muscheln ist das Ctenidium durch eine muskulöse Scheidewand ersetzt, die sich zwischen dem Fuß und Mantel ausdehnt. Nach Pelseneer ist dieses „Septum“ das Homologon des Ctenidiums, und durch Zwischenformen auf die Kiemen der Anatinacea zurückzuführen. Diese Ansicht bestreitet Dall (9), der das Septum als eine Ausbildung des intersiphonalen Teiles des Mantels erklärt und behauptet, daß die Kiemen verloren gegangen sind.

Andere Arbeiten, die sich hauptsächlich mit vereinzelten anatomischen Details beschäftigen, werden auf den folgenden Seiten angeführt werden.

Eigene Untersuchungen.

I. Nucula-Gruppe.

Scharf abgesetzt von den Kiemenformen der typischen Muscheln ist die oben erwähnte Kammkieme der Nuculiden und Solenomyiden, die besonders durch die Arbeiten von Mitsukuri (37), Kellogg (26) und Pelseneer (46) bekannt geworden ist. Die Hauptzüge dieses Kiementypus sind oben angegeben. Hier möchte ich nur auf den Unterschied in der Ausbildung bei den zwei hierher gehörenden Familien aufmerksam machen. Bei den Nuculiden sind die Blättchen kurz und erstrecken sich nach unten. Bei Solenomya dagegen sind dieselben ziemlich lang ausgezogen, und die äußere Reihe ist nach oben aufgeschlagen und mit dem Eingeweidesack verschmolzen.

Ueber die phylogenetische Stellung der Nuculiden an der Wurzel des Stammbaumes kann kein Zweifel existieren. Die Gesamtheit der anatomischen Charaktere spricht mit überzeugender Bestimmtheit für diese Ansicht. Z. B. in dem Kiemenbau, in dem Vorhandensein eines ausgebildeten Schlundkopfes, in der Ausbreitung des Fußes zu eines Kriechsohle und in dem Vorhandensein eines gesonderten Pleuralganglions erblicken wir Charaktere, die unter den Lamellibranchiaten bei den Nuculiden allein vorkommen, oder nur noch bei den zweifellos nahe verwandten Solenomyiden und Arciden. Anderseits zeigen alle diese Merkmale eine auffallende Uebereinstimmung mit den Gastropoden, und sind dementsprechend als ursprüngliche Charaktere aufzufassen, die nur bei diesen wenigen Formen erhalten geblieben sind.

Gegen diese ursprüngliche Stellung der Nuculiden sind nur die innerliche Lage des Bandes und die bei manchen Gattungen (Leda, Yoldia) vorkommende Entwickelung von Siphonen hervorzuheben. Wie oben erwähnt wurde, handelt es sich hier um Charaktere, welche sich mehrmals unabhängig entwickelt haben, denen man daher geringen systematischen Wert zuschreiben darf.

Wenn man diese anatomischen Ergebnisse in Zusammenhang mit dem großen paläontologischen Alter dieser Familie betrachtet, erscheint der Beweis als erbracht, daß eine nuculoide Stammform den untersten Platz in dem System wenigstens der großen Mehrzahl der Muscheln einnehmen sollte. Dabei ist aber nicht gesagt, daß diese Stammform in den jetzigen Nuculiden zu finden ist, diese sind vielmehr als etwas umgewandelte Nachkommen derselben aufzufassen.

Was Solenomya betrifft, ist diese Form unzweifelhaft den Nuculiden nahe verwandt und wahrscheinlich, wie von PELSENEER (46) in Detail ausgeführt ist, als ein eigentümlich differenzierter Zweig von denselben abzuleiten.

II. Arca-Gruppe.

A. Typische Formen.

Unter den primitivsten Formen, die ich untersucht habe, lassen sich Arca, Modiola, Lithodomus und Mytilus wegen der großen Uebereinstimmung in dem Kiemenbau zu einer natürlichen Untergruppe vereinen.

Bei allen gehören die Ctenidien dem filamentären Typus an, und bei allen sind die interfilamentären Verbindungen ausgebildet in der Form von Wimperscheiben, die unmittelbar auf der Seite des Filamentes sitzen (Fig. 1 *If* und Fig. 3 *If*). Faltung und Differenzierung der Filamente fehlen (Fig. 3). Im übrigen gehen die Formen auseinander.

Bei Arca sind die Kiementräger stark ausgebildet und ragen am hinteren Ende frei in die Atemhöhle hinein. Die aufsteigenden Pseudolamellen sind mit keinen benachbarten Körperteilen verwachsen. Am oberen Rande derselben sind die Filamente hakenförmig umgebogen, sowohl beim äußeren als beim inneren Blatte, und nur durch Cilien zusammengehalten. Es kann also kein marginales Gefäß vorhanden sein, und der Kreislauf ist ein doppelter in jedem Filament, wie von BONNET (2) beobachtet wurde, die Filamentgefäße sind dementsprechend durch ein Septum geteilt. Nach v. HAREN (20) sind die Kreislaufsverhältnisse andere bei A. glacialis, bei welcher die oberen Enden der aufsteigenden Filamentschenkel ausnahmsweise verschmolzen sind und ein Gefäß enthalten. Eine marginale Rinne fehlt bei beiden Blättern. In betreff der interlamellären Verbindungen sind meine Beobachtungen in Uebereinstimmung mit den Angaben von KELLOGG (26) für A. pexata. Die Verbindungen sind als breite Membranen ausgebildet, die doch hohl sind und einen abgeplatteten Blutraum enthalten, welcher BONNET (2) bei A. Noae entgangen zu sein scheint. Diese Blutbahn steht in offener Verbindung mit dem Lumen der Filamentschenkel. Die membranartigen Verbindungen, welche etwa an jedem vierten Filament entwickelt sind, erstrecken sich von der Umbiegungsstelle bis ungefähr zum ersten Drittel der Höhe zwischen den Filament-

schenkeln hinauf; von da werden sie nach oben fortgesetzt in der Form einer flügelartigen Erweiterung des absteigenden Schenkels. Bei A. barbata und Pectunculus beschreibt PELSENEER (46 S. 188) die Kiemen als „sans union aucune entre les feuillets", was als ein Ausnahmefall aufzufassen ist, wenn nicht eine irrtümliche Angabe vorliegt.

Bei Mytilus sind die Kiemenachsen schwach entwickelt. Die kopfartigen oberen Enden der aufsteigenden Filamentschenkel sind verschmolzen und von einem Gefäß durchbohrt, und zwar bei beiden Blättern (Fig. 1 *K* u. *G*, welche die identischen Verhältnisse bei Modiola darstellt). Dem entsprechend ist der Kreislauf nur in einer Richtung in dem Filamentgefäß, welches nicht geteilt ist, obgleich Spuren von einem Septum in den von PECK (43) beschriebenen „numerous irregular bands" zu erkennen sind (Fig. 3 *S*). Eine Verwachsung der aufsteigenden Pseudolamellen mit Mantel und Körper ist an den Enden der Kiemenblätter gleichfalls zu erkennen, aber nur für eine sehr kurze Strecke. Beide Blätter sind mit einer tiefen marginalen Rinne versehen. Die interlamellären Verbindungen sind nicht membranartig, sondern bestehen aus einzelnen Strängen, die sich manchmal in der Einzahl, manchmal zu zwei oder drei zwischen den Schenkeln eines Filaments erstrecken (Fig. 2 *Il*). POSNER (48), PECK (43), SABATIER (49), BONNET (2), SLUITER (51) und PELSENEER (46) gegenüber muß ich mit aller Bestimmtheit behaupten, daß jede Verbindung ein Blutgefäß enthält, das mit dem Blutraum beider Filamentschenkel in Zusammenhang steht, und dessen Wandung sich in diejenige der Filamentgefäße fortsetzt. Auf Schnittserien habe ich wiederholt dieses Gefäß in seiner ganzen Länge und mit zahlreichen in ihm enthaltenen Blutkörperchen konstatieren können. In den meisten Fällen war selbstverständlich auf jedem Schnitt nur ein Teil desselben sichtbar (Fig. 3 *G*). Nur ausnahmsweise wurde die Verbindung so genau der Länge nach getroffen, daß man das Gefäßlumen in seiner vollen Ausdehnung auf einem einzigen Schnitt sehen kann.

Zwischen Arca und Mytilus hält Modiola die Mitte. Über die Kiemen dieser interessanten Form habe ich gar keine Angaben in der Litteratur auffinden können, wie auch für die sich sehr nahe anschließende Gattung Lithodomus. In dem Habitus der Kiemen und in den Cirkulationsverhältnissen finden wir eine ziemliche Uebereinstimmung mit Mytilus (Fig. 1 *G*). Nur sind die Verwachsung der Kiemen mit Körper und Mantel und die marginale Rinne der beiden Kiemenblätter etwas weniger ausgesprochen

(Fig. 1 *R*). In der Ausbildung der interlamellären Verbindungen dagegen stimmt Modiola vollkommen mit Arca überein (Fig. 1 *Il*).

In Bezug auf den Kiemenbau läßt sich denn Modiola als Verbindungsglied zwischen Arca und Mytilus einschalten. Wir können hieraus einen Schluß auf die phylogenetische Stellung der Gattung machen, sofern die Betrachtung der übrigen Organsysteme nicht zu widersprechenden Resultaten führt. Dies ist in der That nicht der Fall. Niemand wird daran zweifeln, daß Modiola und Mytilus sehr nahe verwandt sind, und auch zwischen Modiola und Arca ist keine sehr große Lücke. Bezüglich der Weichteile finden wir den größten Unterschied darin gegeben, daß Arca streng homomyar ist, Modiola und Mytilus dagegen heteromyar. Diese Thatsache kann aber nicht sehr ins Gewicht fallen, wenn wir bedenken, daß die Heteromyarier überhaupt auf einen homomyaren Stamm zurückzuführen sind. In den Charakteren der Schale erweist sich Modiola wieder als Mittelform. Wenn auch die Aehnlichkeit mit Mytilus am auffälligsten ist, so erinnert doch der Habitus der Schale, wie auch die starke braune Epidermis, sehr an einige Arca-Arten. Bei Arca liegt der Wirbel subcentral, bei Mytilus vollkommen terminal. Der Wirbel von Modiola nimmt eine subterminale Lage ein.

Daß Arca das primitivste, Mytilus das höchstdifferenzierte Glied dieser Reihe ist, ist schon aus der Kiemenstruktur zu vermuten. Der gesamte Habitus der Kiemen weist darauf hin, und ebenso die Ausbildung der interlamellären Verbindungen. Auf den ersten Blick könnte man zwar denken, die strangförmigen Brücken von Mytilus seien primitiver als die membranartigen Verbindungen von Arca. Doch scheint die entgegengesetzte Ansicht a priori viel wahrscheinlicher, obgleich es immer noch an einem vollen Nachweis fehlt. Nach den embryologischen Untersuchungen von Lacaze Duthiers (28) sind die aufsteigenden Filamentschenkel als die umgebogenen freien Enden der primären absteigenden Schenkel aufzufassen. Bei dieser Umbiegung konnte eine membranartige Verbindung zwischen den zwei Schenkeln entstehen, um sich später in vereinzelte Stränge aufzulösen. Dagegen wäre die direkte Entstehung dieser vereinzelten Stränge zwischen den freistehenden Filamentschenkeln schwieriger zu erklären.

Die Schloßstruktur liefert keine bestimmten Anhaltspunkte. Das taxodonte Schloß von Arca ist zweifelsohne ein sehr primitives. Die Zahnlosigkeit bei den Mytiliden könnte aber ein noch primitiverer Typus sein. Gegen diese Ansicht spricht die auffallende

Verlagerung des Wirbels und die gleichzeitige Rückbildung des vorderen Adductors. Wahrscheinlich ist das zahnlose Schloß durch Rückbildung aus dem taxodonten Typus abzuleiten. Die totale Uebereinstimmung der paläontologischen Ergebnisse mit dieser Erklärung der Reihenfolge liefert das Endglied des Beweises, denn Arca ist schon aus dem Silur nachgewiesen, Modiola aus dem Devon und Mytilus erst aus der Trias.

Der Ausgang der Gattung Arca und demnach Modiola und Mytilus ist zweifelsohne unter den nuculoiden Formen zu suchen, vielleicht nach der Ansicht Neumayr's (40) in den uralten Nuculites nnd Praearca. Für die nahe Verwandtschaft der Arciden und Nuculiden spricht besonders die komplette Uebereinstimmung in der Beschaffenheit des Schlosses — eine Uebereinstimmung, die Neumayr zu einer Vereinigung dieser Formen in die Ordnung der Taxodonten führte. Einige Arciden schließen sich den Nuculiden noch enger dadurch an, daß sie einen zu einer Kriechsohle verbreiterten Fuß besitzen (Pelseneer [46]).

Nur in Bezug auf die Kiemenstruktur scheinen Nucula und Arca durch eine breite Lücke getrennt zu sein. In einer schematischen Darstellung der phylogenetischen Entwickelungsreihe der Kiemen hat es Pelseneer (44) für nötig gehalten, hier ein hypothetisches Verbindungsglied einzuschalten, bei welchem die Blättchen schon zu langen Filamenten ausgebildet sind, aber noch nicht umgebogen zur Bildung der aufsteigenden Schenkel. In der That kommt diese Ausbildung der Kiemen in der Natur bei wenigstens drei von Dall (9) beschriebenen Formen vor, Arca ectomata, Amusium Dalli, und Dimya, wovon die erste zu der jetzt besprochenen Gruppe angehört. Die zwei letzteren, die weiter unten wieder zu erwähnen sind, muß man sicherlich als rückgebildete Formen auffassen, und wahrscheinlich nach der Ansicht Grobben's (17) auch die erste. Aber ohne auf diese Frage einzugehen, für deren Entscheidung die Angaben noch zu dürftig sind, müssen wir in diesen drei ähnlichen Formen einen Hinweis auf einen solchen Kiementypus in der phylogenetischen Entwickelungsreihe erkennen; denn die Rückbildung verfolgt bekanntlich öfters dieselbe Bahn, die von der aufsteigenden Entwickelung eingeschlagen wurde. Eine weitere Bestätigung erhält diese Ansicht in der Ontogenie von Mytilus (Lacaze Duthiers [28]) und Ostrea (Jackson [24] u. a.). Bei diesen beiden Muscheln kommt eine Entwickelungsform, wenn auch nur vorübergehend, vor, in welcher das Kiemenblatt durch eine Reihe von langen, aber noch nicht umgebogenen Filamenten

repräsentiert ist. Die zwischen Kammkieme und typischer Fadenkieme existierende Lücke ist somit keine so große, als sie auf den ersten Blick erscheint, und ist schon in hohem Maß ausgefüllt.

Wenn man somit eine nahe Verwandtschaft von Nuculiden und Arciden annehmen muß, so muß man auf der anderen Seite doch mit Rücksicht auf die Siphonenbildung und die Verlagerung des Ligaments annehmen, daß beide Familien zwei divergierende Entwickelungsreihen von einer gemeinsamen nuculoiden Stammform darstellen, wobei die Nuculiden von der Stammform entschieden weniger abgewichen sind als die Arciden.

Es wird vielleicht auffallen, daß ich in Verbindung mit dieser Gruppe Anomia nicht besprochen habe, deren Kiemenbau in der That noch einfacher ist als derjenige von Arca. Ich halte es aber für wahrscheinlich, daß die Einfachheit in diesem Fall keine ursprüngliche ist, sondern das Resultat von Rückbildung. Die Gründe für diese Ansicht werde ich bei Besprechung der Pectiniden und verwandten Formen anführen, zu welcher Gruppe Anomia wahrscheinlich gezählt werden muß.

B. Dreissensia.

Trotz der auffallenden Abweichung in Bezug auf den Kiemenbau muß man die eigentümliche Gattung Dreissensia zu den Mytiliden rechnen. Die Kiemenstruktur, die sich an den bei den Najaden so bekannten Typus sehr nahe anschließt, ist von Peck (43) und Jannsens (25) genau beschrieben und abgebildet worden. Hier seien die Hauptcharaktere kurz zusammengefaßt. Die Kiemen gehören den lamellösen Typus an. Sie sind vollkommen glatt und zeigen keine Differenzierung der Filamente (Fig. 4). Die aufsteigenden Lamellen beider Blätter sind gänzlich verschmolzen mit Mantel und Körper, die Kloake und Atemhöhle sind dadurch ganz getrennt. Das innere Blatt trägt eine gut ausgebildete marginale Rinne, das äußere Blatt dagegen gar keine. Interfilamentäre Verbindungen sind merkwürdig stark ausgebildet, was der Lamelle einen sehr festen Bau verleiht (Fig. 4 *If*).

Die Festigkeit wird noch vermehrt durch die sehr starke Ausbildung des Stützskelettes der einzelnen Filamente (Fig. 4 *Sk*) und die Stärke und Häufigkeit der interlamellären Verbindungen. Letztere sind in der Form von hohlen Platten ausgebildet, deren Hohlräume so viele Querstränge und Züge von Bindegewebe enthalten, daß die Verbindungen vielleicht besser als mit Epithel überzogene Platten

von sehr lakunärem Gewebe zu erklären sind (Fig. 4 *Il*). Diese plattenartigen Verbindungsbrücken erstrecken sich eine größere oder kürzere Strecke vom freien Kiemenrand nach oben, zwischen den Schenkeln eines Filamentes. In der Nähe des freien Randes sind sie bei fast jedem Filamente vorhanden; in mittlerer Höhe bleibt eine Verbindung bei etwa jedem sechsten oder siebenten Filament erhalten.

Zu dieser großen Abweichung der Kiemenstruktur von jener der typischen Mytiliden gesellen sich eine Reihe anderer Eigentümlichkeiten in der Anatomie von Dreissensia. So z. B. hat van Beneden (1) bei Aufstellung dieser Gattung darauf aufmerksam gemacht, daß die Visceralganglien verwachsen sind, während sie bei Mytilus getrennt liegen, daß die Retractoren des Fußes anders angeordnet sind, daß der Mantel stark verwachsen und zu kurzen Siphonen ausgezogen ist; und daß das Ovar gänzlich in dem Eingeweideknäuel eingeschlossen ist, statt sich in den Mantel hinein zu erstrecken. Der Hauptunterschied in Bezug auf die Schale wurde auch von ihm notiert, nämlich das Vorhandensein einer Schalenlamelle unter dem Wirbel, woran sich der kleine vordere Schließmuskel inseriert. In der letzten Zeit hat Toureng noch zwei Eigentümlichkeiten dieser Gattung beschrieben. Erstens (53) findet sich ein supplementäres Ganglion auf jeder Seite im Verlaufe des Cerebrovisceralkonnektivs vor; und zweitens (54) ist die hintere Aorta vorhanden und zeigt das merkwürdige Verhältnis, daß sie das Rectum in ihrem Lumen enthält. Nach Sabatier und Ménegaux (citiert von Toureng) fehlt dieses Gefäß bei anderen Mytiliden.

Diese Merkmale von Dreissensia sind von verschiedenen Autoren sehr verschieden verwertet worden, und dementsprechend wurde die systematische Stellung sehr verschieden angegeben. Einerseits zählt sie van Beneden (1) zu den Mytiliden, trotz aller Abweichungen, und behauptet (S. 209): „En effet cet animal a tout le fond de l'organisation des moules et ne peut être placé dans une autre famille.“ Anderseits schreibt Deshayes (11, S. 631): „Si nous comparons les animaux des Dreissenides à ceux des Mytilacées, nous trouverons entre eux des différences aussi considérables que si nous établissions la comparaison entre des Buccardes et des Moules, par exemple, ou tout autre genre appartenant à l'ordre des Acéphalés dimyaires.“ Dieser Autor stellt Dreissensia in die Nähe der Veneriden. Pelseneer (46) rechnet die Gattungen Dreissensia und Mytilus sogar zu verschiedenen Unterklassen —

Eulamellibranchiata und Filibranchiata; doch ist die Trennung nicht so erheblich, als es scheinen möchte, denn die Ordnung der Submytilacea, zu welcher Dreissensia gezählt ist, soll die primitivste der Eulamellibranchiaten sein und ihren Ursprung direkt aus den Mytiliden nehmen.

Was ist bei diesem Widerspruch der Ansichten für richtig zu halten? Betrachten wir zunächst die oben erwähnten Merkmale etwas mehr im Detail. Ueber die abweichende Beschaffenheit des Nervensystems und die Retractoren des Fußes habe ich wenig anzuführen. Beide Organe sind mir vergleichend-anatomisch zu wenig bekannt. Es sei hier nur erwähnt, daß die Anordnung der Ganglien ein Unikum darzustellen scheint, das nach keiner Richtung hin Anknüpfungspunkte an andere Gattungen bietet. In Bezug auf die hintere Aorta kann ich keine vollkommen befriedigenden Beobachtungen mitteilen, aber die Untersuchung meiner Serien von Frontalschnitten durch komplette kleine Tiere von Mytilus, Modiola und Dreissensia zeigt eine größere Uebereinstimmung von Mytilus mit Dreissensia als mit Modiola. Bei der letzten Form ist die Abwesenheit einer hinteren Aorta zweifellos. Das Herz ist schräg von unten und vorn nach oben und hinten vom Rectum durchbohrt und hinten plötzlich abgestutzt, ohne irgend welche Spuren von einem hinteren Gefäß zu zeigen. Bei Mytilus und Dreissensia liegt der Darm fast in der Achse der Herzkammer. Diese nimmt nach hinten sehr allmählich an Größe ab, und ihre Wandung ist eine ziemliche Strecke weit als eine eng sich anschmiegende, zarte Hülle um den Darm zu erkennen. Ihr eventuelles Schicksal, und ob sie sich zu einer wirklichen hinteren Aorta verlängert, war an meinen Präparaten nicht mit Sicherheit zu erkennen. Freilich bedürfen diese Beobachtungen weiterer Ergänzung, aber sie scheinen darauf zu deuten, daß in diesem Punkt kein so prinzipieller Unterschied zwischen Mytilus und Dreissensia besteht.

Die Lage der Geschlechtsorgane bei den typischen Mytiliden ist eine ganz außergewöhnliche, die, soweit mir bekannt ist, sonst nur bei den Anomiiden vorkommt. Die Lage bei Dreissensia ist dagegen charakteristisch für fast die ganze Klasse der Muscheln, und nach den Angaben über Nuculiden und Arciden wohl als die ursprüngliche aufzufassen. Dieses Merkmal spricht vielleicht gegen eine Abstammung von den Mytiliden, kann aber als ein atavistischer Rückschlag auf den primitiven Typus erklärt werden. Es bedarf auch einer vollständigeren Untersuchung der typischen Mytiliden,

ob bei allen Formen die Ovarien im Mantel liegen. Den übrigen zwei Abweichungen kann man sehr wenig Gewicht zuschreiben.

Wie oben erwähnt wurde, hat die Verwachsung der Mantelränder eine nur sehr untergeordnete Verwertbarkeit in der Systematik. Dazu ist, nach STOLICZKA (52), diese Verwachsung den typischen Mytiliden keineswegs so ganz fremd. Vielmehr ist sie bei Crenella und ihren nächsten Verwandten schon angedeutet. Weiter macht dieser Autor darauf aufmerksam, daß die marine Gattung Septifer, deren Weichteile mir unbekannt sind, eine Uebergangsform in Bezug auf die Ausbildung der Schalenlamelle unter dem Wirbel darstellt.

Aus dem Angegebenen geht somit hervor, daß einige der Abweichungen der Gattung Dreissensia von den typischen Mytiliden durch Uebergänge vermittelt werden, daß andere an und für sich wenig verwertbar sind. Aber noch wichtiger in Bezug auf die systematische Stellung dieser Form ist die Thatsache, daß die Abweichungen auf keine nahe Verwandtschaft mit irgend welcher anderer Familie deuten.

Nur in Bezug auf die Kiemenstruktur ist die Uebereinstimmung mit den Najaden, wie oben erwähnt, eine höchst auffallende. Doch soviel ich weiß, ist SHARP (50) der einzige Autor, der eine nahe Verwandtschaft zwischen diesen Formen erkennen will, aber auch er ist nicht für eine Trennung der Mytiliden und Dreissensia, denn er glaubt, daß die Najaden weiter nichts als Süßwasser-Mytiliden sind. Nach der Kiemenstruktur wäre dies eine leichte Lösung der Frage, aber abgesehen von diesem Merkmal, fehlt eine Übereinstimmung der Najaden und Dreissensia vollkommen.

In Zusammenhang mit dieser höchst auffallenden Aehnlichkeit der Kiemenstruktur von Dreissensia und den Najaden gewinnt eine Aehnlichkeit mit einer anderen Süsswasser-, resp. Brackwasser-Gruppe doppelte Bedeutung. Unter den gewöhnlich mit kurzen Siphonen versehenen Cardiiden beschreibt v. VEST (56) einige merkwürdige Formen (Monodacna, Adacna etc.) aus dem Brackwasser des Schwarzen und Caspischen Meeres. Diese Gattungen sind unter anderem besonders charakterisiert durch die Entwickelung von sehr langen Siphonen. Gerade diese doppelte Analogie mit entfernt stehenden Süß- und Brackwasser-Muscheln — einerseits mit den Najaden, andererseits mit Adacna und Monodacna — zusammen mit dem Fehlen von Anknüpfungspunkten an andere Gattungen außer den Mytiliden, bietet die Lösung des Rätsels, welches die Herkunft der Dreissensien uns bietet. Denn nach

meiner Ansicht handelt es sich bei Dreissensia um nichts anderes als um eine durch Anpassung an Brack- und Süßwasser stark umgewandelte Mytilide. Meine Exemplare waren aus dem Tegeler See bei Berlin, also aus vollkommen süßem Wasser. Höchst interessant wäre eine genaue Untersuchung von derselben Gattung aus ihrer ursprünglichen Heimat, dem Brackwasser des Caspischen Meeres, oder von der scheinbar nahe verwandten marinen Gattung Septifer. Möglicherweise sind hier Uebergangsformen zu treffen.

III. Pecten-Gruppe.

A. Typische Formen.

Charakteristisch für diese Gruppe ist eine ausgesprochene Faltung der Kiemen und eine sehr starke Differenzierung der Grenzfilamente (Fig. 6 *Gf*). Diese Merkmale kommen zu voller Geltung bei den meisten Pecten-Arten, Meleagrina, Avicula, Lima und Ostrea. In anderen Punkten gehen diese Formen auseinander.

In Bezug auf Pecten finde ich mich in fast vollkommener Uebereinstimmung mit den Angaben und Abbildungen von Kellogg (26). Bei den drei von mir untersuchten Arten sind keine wichtigen Unterschiede im Kiemenbau zu erkennen. Die Achsen der filamentären Kiemen sind zu starken halbmondförmigen Kiementrägern ausgebildet. Die aufsteigenden Pseudolamellen sind nur etwa zwei Drittel so breit wie die absteigenden und endigen ganz frei in der Atemhöhle. Die oberen Enden der aufsteigenden Filamentschenkel sind keulenartig verdickt (Fig. 5 *K*) und nur durch ineinander greifende Cilien vereinigt. Dementsprechend sind die Filamentgefäße durch ein Septum geteilt und enthalten einen doppelten Blutstrom (Fig. 6 *S*). Die marginale Rinne, schwach entwickelt bei dem äußeren Blatt, fehlt vollkommen beim inneren. Dies ist der einzige mir bekannte Fall, wo diese Rinne beim äußeren Blatt stärker ausgebildet ist als beim inneren. Die Kiemen sind stark gefaltet; jede Falte besteht aus etwa 10—16 Filamenten, abgesehen von den Grenzfilamenten. Die Zwischenfilamente sind merkwürdig fein und ziemlich gleich untereinander, nur sind die mittleren eines Bogens ein wenig dicker (Fig. 6 *Nf*). Die Grenzfilamente sind entschieden stärker (Fig. 6 *Hf*) und mit einem auffallend verdickten Stützskelett versehen (Fig. 6 *Sk*). An der äußeren Oberfläche der Lamelle sind sie so stark in die Breite gezogen, daß der Querschnitt die Gestalt eines T annimmt, dessen Stamm nach dem Innern der Lamelle gerichtet ist. In dem unteren Teil des Kiemenblattes

sind die zwei Schenkel eines jeglichen Grenzfilamentes durch eine interlamelläre Verbindung vereinigt, die genau mit demselben Gebilde bei Arca vergleichbar ist, also aus einer dünnen, hohlen, blutführenden Platte besteht. Diese interlamellären Verbindungen, welche nur bei den Grenzfilamenten vorkommen, sind von PELSENEER (46, S. 200) als „unions conjonctives et épithéliales, mais non vasculaires“ falsch beschrieben. Diese Verbindungen erstrecken sich bis zu etwa der halben Höhe der aufsteigenden Schenkel, verschwinden dann vollkommen. Oberhalb des oberen Randes der aufsteigenden Pseudolamelle sind die absteigenden Schenkel der Grenzfilamente mit sehr komplizierten flügelartigen Erweiterungen versehen (Fig. 5), die wohl mit den weit einfacheren Bildungen bei Arca zu vergleichen sind. Dieselben sind von BONNET (2) beschrieben, aber in keiner befriedigenden Weise. An einem isolierten Filament erkennt man, daß der freie Rand des Flügels stark verdickt ist (Fig. 5 *G*). Die zwischen diesem verdickten Rand und dem Filamentschenkel im engeren Sinne liegende Partie ist sehr zart und dünn, und in eine Reihe unregelmäßiger Falten geworfen (Fig. 5 *Fl*). Es sieht aus, als ob dieser Teil etwas zu groß wäre für seinen aus den umgebenden festeren Teilen bestehenden Rahmen. In dem verdickten Rande kommt ein förmliches Gefäß vor (Fig. 6 *G*), und auch die dünne gefaltete Partie ist hohl, einen stark abgeplatteten Blutraum enthaltend (Fig. 6 *Fl*). Dieser Blutraum kommuniziert einerseits mit dem Gefäß des Randes, anderseits mit dem Lumen des Filamentes. Dieses ganze kommunizierende System von Bluträumen muß wohl als das Homologon des einfachen Filamentgefäßes erklärt werden, wie es bei den wenig erweiterten Zwischenfilamenten vorkommt. Die interfilamentären Verbindungen werden durch Wimperscheiben hergestellt. Sie weichen aber etwas von den bei Arca unter diesem Namen besprochenen Gebilden darin ab, daß sie nicht direkt und unmittelbar auf den Seiten der Filamente sitzen, sondern, wie von BONNET (2), KELLOGG (26) und PELSENEER (46) beschrieben ist, von zapfenförmigen, sich nach dem Inneren des Blattes erhebenden Fortsätzen derselben getragen sind (Fig. 5 *If*).

Nach den nicht sehr vollständigen Angaben von PELSENEER (46) sollen Meleagrina und Avicula in ihrer Kiemenstruktur eine fast komplette Uebereinstimmung mit Pecten aufweisen; nur soll bei ihnen die aufsteigende Pseudolamelle des äußeren Blattes mit ihrem oberen Rande mit dem Mantel verwachsen sein. Nach demselben Autor (46) und JACKSON (24) sind die Kiemen bei Lima

nur daran von denen bei Pecten zu unterscheiden, daß die Wimperscheiben durch blutführende interfilamentäre Verbindungen ersetzt sind. Bei dieser Form, wie bei Pecten, behauptet Pelseneer, daß die interlamellären Verbindungen keine Blutbahn enthalten.

Ostrea unterscheidet sich etwas auffallender von den bisher besprochenen Formen. Die beste mir bekannte Beschreibung der Kiemen dieser Gattung ist diejenige von Kellogg (26), mit welcher meine Beobachtungen vollkommen übereinstimmen. Weniger befriedigend sind die Abhandlungen von Sluiter (51) und Bonnet (2).

Die Kiementräger sind leidlich ausgebildet, aber die aufsteigenden Lamellen sind bei dieser Form am oberen Rande vollkommen verwachsen, jene der äußeren Blätter mit dem Mantel, jene der inneren Blätter miteinander, nicht nur hinten, sondern auch vorn, wo ihre verschmolzenen Ränder auch an dem rückgebildeten Körper angewachsen sind. Beide Blätter sind mit einer marginalen Rinne versehen, welche beim inneren etwas tiefer ist als beim äußeren Blatt. Die Faltung ist stärker ausgebildet als bei Pecten, die Bögen höher und schmäler. In jedem Bogen stehen etwa ein Dutzend untereinander fast gleiche Zwischenfilamente, die sich aber von den Grenzfilamenten scharf unterscheiden. Letztere sind sehr ähnlich ausgebildet wie bei Pecten und noch größer, aber an Querschnitten nicht ganz so auffallend T-förmig ausgezogen.

Das Stützskelett ist sehr stark verdickt. In der Nähe des freien Randes des Kiemenblattes steht eine interlamelläre Verbindung zwischen den Schenkeln eines jeglichen Grenzfilamentes, wie es von Bonnet abgebildet wurde. Nach oben zu lösen sich die Verbindungen eine nach der anderen auf, und zwar zunächst auf die Weise, daß jede zweite Verbindung verloren geht. In diesem Kiementeil — etwa Drittelhöhe — sind die Verbindungen dementsprechend durch je zwei Bögen voneinander getrennt. Noch höher in dem Blatte wiederholt sich diese Auflösung jeder zweiten Verbindung. Dadurch entsteht jene von Kellogg abgebildete Anordnung, bei welcher vier Bögen zwischen je zwei Verbindungen vorhanden sind. Spuren dieser aufgelösten Verbindungsbrücken bleiben noch im obersten Teil des Blattes erhalten in der Form von dicken wulstartigen Erweiterungen der Grenzfilamente. In Bezug auf diese Auflösung der alternierenden Verbindungen sowohl wie auf ihre Struktur nähert sich Ostrea auffallend den später zu besprechenden Veneriden. Diese Verwachsungen unterscheiden sich anderseits auffallend von den zarten hohlen Platten,

die bei Pecten vorkommen. Sie nehmen dieselbe Lage ein, sind aber stark verdickt und bestehen aus reichlichem lakunären Gewebe, worin einige Bluträume sich durch ihre Größe auszeichnen. Nur in den aufgelösten Verbindungen finde ich diese Bluträume zu zwei scharf begrenzten regelmäßigen Gefäßen entwickelt, wie SLUITER sie bei O. edulis für jede Verbindung beschreibt. Die interfilamentären Verwachsungen sind auch vaskulär und sehr stark entwickelt. Wegen der hohen, schmalen Gestalt der Riffe oder Bögen werden die zwei Seiten eines jeden einander sehr genähert. Dadurch gelangen die starken interfilamentären Verbindungen in Berührung, verlieren ihre ursprüngliche Stranggestalt und verwachsen zu blutführenden Böden, die senkrecht zu den Filamenten gestellt sind und den von den Filamenten des Riffes umsäumten Hohlraum in eine Reihe übereinander stehender Etagen trennen, wie es besonders gut an Flächenschnitten zu konstatieren ist. Diese Ausbildung der interfilamentären Verbindungen werden wir auch bei einer Anzahl weit entfernt stehender Formen, wie Psammobia, wiedertreffen (Fig. 15).

In Bezug auf die Kiemenstruktur allein wäre Pecten selbst als die primitivste Form zu erkennen unter denjenigen Muscheln, die ich zu der Pectengruppe vereinigt habe. Dieser sehr nahe verwandt wären einerseits Avicula und Meleagrina, anderseits Lima. Die letzte wäre aber nicht in derselben Entwickelungsreihe mit Avicula und Meleagrina zu vereinigen. Bei Ostrea ist die Abweichung von diesen Formen so groß, daß es beim Fehlen von Zwischenformen unmöglich ist zu entscheiden, ob eine Verwandtschaft mit Avicula oder mit Pecten besteht.

In der Verwachsung der Ränder der aufsteigenden Lamellen, angedeutet bei Avicula und vollständig ausgeführt bei Ostrea, können wir vielleicht eine erwähnungswerte Verbindung dieser zwei Formen erkennen. Jedenfalls ist Ostrea eine sehr hoch differenzierte Form, deren Angehörigkeit zu dieser Gruppe doch keineswegs in Zweifel gezogen werden kann. Aus den oben erwähnten Anklängen an den Bau der Veneriden und Psammobia würde es niemand wagen auf eine phylogenetische Verwandtschaft zu schließen.

Nach meiner Meinung stellt die oben auf die Kiemenstruktur basierte Reihenfolge die wirkliche phylogenetische Entwickelungsreihe dar. Zur Stütze dieser Ansicht möchte ich nur noch zwei weitere Merkmale anführen. Das erste ist die Lage des Herzens,

wie sie von PELSENEER (46) angegeben wird. Das ursprünglichste Muschelherz soll dorsal vom Darm gelegen sein, wie bei Nucula. Bei der großen Mehrzahl, der Muscheln und darunter Pecten und Lima, ist die Herzkammer vom Darm durchbohrt. Bei Ostrea und Meleagrina hat das Herz eine noch andere Lage, die sonst nur bei Teredo bekannt ist, nämlich ventral vom Darm. Es ist klar, daß diese Anordnung nicht direkt aus dem bei Nucula vorkommenden Typus abzuleiten ist, sondern vielmehr als eine weitere aus den gewöhnlichen Verhältnissen entstandene Entwickelungsform aufgefaßt werden muß. Bei Avicula und einigen anderen Aviculiden sollen wir sogar Uebergangsformen finden, bei welchen das Herz nicht mehr durchbohrt, aber ans Rectum noch angewachsen ist. Das Studium des Herzens führt somit zu derselben Entwickelungsreihe wie das Studium der Kiemen.

Eine weitere Bestätigung erhält meine Ansicht durch die Angaben von JACKSON (24), der die Pecten-Gruppe sehr eingehend bearbeitet hat, hauptsächlich in Bezug auf die embryonalen Charaktere der Schale. Aus seinen Untersuchungen schließt er mit aller Bestimmtheit, daß die Pectiniden und Aviculiden aus einer gemeinsamen Form abstammen, die er in der silurischen Gattung Rhombopteria finden will. Von den Aviculiden leitet er die Ostreiden, von den Pectiniden die Limiden ab, wieder genau dieselbe Reihenfolge, die ich oben auf Grund des Kiemenbaues aufgestellt habe.

Bei Pecten sind die ursprünglichen Charaktere des Ctenidiums am meisten erhalten geblieben. Diese Form ist somit besonders zu berücksichtigen bei der Feststellung der Herkunft der ganzen Gruppe.

Es sind hier drei Möglichkeiten gegeben. Die Gruppe könnte aus den Mytiliden, aus den Arciden, oder aus den Nuculiden entstanden sein; und in der That ist jede dieser Abstammungen schon behauptet worden.

Für die Ableitung aus den Mytiliden sprach sich PELSENEER in einer früheren Schrift (44) aus. Später hat er (46) seine Ansicht insoweit verändert, als er nur die Aviculiden und Ostreiden aus den Mytiliden ableiten will, die Pectiniden dagegen aus den Arciden.

Diese an und für sich unwahrscheinliche doppelte Herkunft wird von JACKSON (24) stark bestritten, der aus der großen Uebereinstimmung in Bezug auf die Ontogenie der Schale bestimmt auf

eine gemeinsame Abstammung schließt. Dafür spricht auch nach meiner Meinung die Kiemenstruktur.

Ebenso unhaltbar erscheint mir die Ableitung von den Mytiliden. Zu ihren Gunsten wird es in das Feld geführt, daß die Mytiliden und einige den Aviculiden verwandte Formen, namentlich die Perniden, einen ähnlichen Habitus aufweisen. Dabei ist aber zu bemerken, daß die Perniden verhältnismäßig junge Muscheln sind, und daß man eine Verbindungsform nicht da, sondern unter den uralten echten Aviculiden, resp. unter den Pectiniden, zu suchen hat. Weiter spricht die Paläontologie bestimmt dafür, daß die Aviculiden sowohl wie auch die Pectiniden ältere Formen sind als ihre vermeintlichen Vorfahren, die Mytiliden.

Jackson (24), der sich stark gegen eine Vereinigung der Avicula-Pecten-Gruppe mit den Mytiliden ausspricht, schließt auf eine Ableitung aus einer nuculoiden Stammform. Nach der Kiemenstruktur wäre dies die zweite Möglichkeit, denn die höchst primitive Kammkieme der Nuculiden kann zur Urform für alle anderen Typen dienen. Und in der That existiert kein Zweifel, daß die Nuculiden die Ureltern der Aviculiden sind. Die einzige Frage ist, ob wir keine der dazwischen vermittelnden Generationen auffinden können.

Nach meiner Ansicht sind die Arciden gerade solche vermittelnde Formen. Jackson hat diese Familie wenig berücksichtigt, ich halte es aber für wahrscheinlich, daß die embryonalen Schalen bei den Nuculiden und Arciden sehr ähnlich sind. In fast allen anderen Merkmalen finden wir einen Hinweis auf die Arciden als Stammform der Aviculiden und Pectiniden. Die Kiemen dieser Formen sind leicht als eine weitere Differenzierung, besonders in Bezug auf die Faltung und die Verstärkung der Grenzfilamente, auf den Arca-Typus zurückzuführen. Der heteromyare, resp. monomyare Charakter, die Zahnlosigkeit und die schon erwähnte Lage des Herzens lassen sich leicht von den primitiveren Verhältnissen bei Arca ableiten. Kurz gefaßt, weiß ich nur einen wichtigen Punkt, worin die Arciden einen weiter differenzierten Zustand aufweisen als die Avicula-Pecten-Gruppe. Nämlich bei einer Abteilung der letzteren, den Pectiniden, soll die Vereinigung der Ausführwege der Geschlechtsorgane und Nieren nach Pelseneer (46) eine vollkommenere, also primitiver ausgebildet sein als bei Arca. Bei Ostrea dagegen sollen diese Beziehungen in Übereinstimmung mit derjenigen bei den Arciden sein. Die erwähnte

Anordnung bei den Pectiniden wäre demgemäß leicht als eine atavistische Rückbildung zu erklären. Nach der obigen Erörterung halte ich es für gerechtfertigt, die Aviculiden und ihre Verwandten für Abkömmlinge der Arciden zu halten, deren Entwickelung bis zu einem gewissen Grad jener der Mytiliden parallel verläuft, aber vollkommen unabhängig bleibt.

B. Rückgebildete Formen.

Im Vorhergehenden habe ich wegen der Klarheit nur die typisch ausgebildeten Formen behandelt.

Unter den Pectiniden sind zwei stark rückgebildete Formen bekannt, Pecten groenlandicus und Amusium Dalli, die dadurch interessant sind, daß sie nach meiner Ansicht etwas Licht auf die Abstammung der so merkwürdigen Anomia werfen. Bei Pecten groenlandicus behalten nach v. Haren (20) die Filamente ihre umgebogene Gestalt, aber die interlamellären Verbindungen sind vollkommen verloren gegangen. Von den Wimperscheiben ist nur eine erhalten, an der Umbiegungsstelle des Filamentes. Bei Amusium Dalli beschreibt Dall (9) einen noch höheren Grad der Rückbildung. Die aufsteigenden Filamentschenkel sind total verschwunden, wie auch die letzten Spuren der Wimperscheiben. Jedes Ctenidium besteht also aus einer doppelten Reihe freistehender, gerader Filamente. Da diese Formen zweifellos zu den Pectiniden gehören, so besteht in dieser Familie eine ausgesprochene Tendenz zur Rückbildung.

An Pecten groenlandicus schließt sich Anomia im Bau ihrer Kiemen sehr nahe an. Zu den Angaben von Pelseneer (46) habe ich wenig hinzuzufügen. Die Kiementräger sind stark ausgebildet und halbmondförmig, Träger und Kiemenblätter der linken Seite sind etwas größer als diejenigen der rechten. Die Kiemenblätter sind vollkommen glatt. Eine marginale Rinne fehlt vollkommen sowohl beim äußeren als beim inneren Blatt. Die Filamente sind merkwürdig klein und untereinander völlig gleich (Fig. 7). Von interlamellären und interfilamentären Verwachsungen sind keine Spuren zu beobachten. Die aufsteigenden Pseudolamellen der inneren Kiemenblätter verwachsen miteinander am oberen Rande ihrer ganzen Länge nach, und hier kommt notwendigerweise eine Verschmelzung der Filamente vor. Die entsprechenden Lamellen der äußeren Blätter endigen frei in der Atemhöhle. Am oberen Rande dieser Lamellen werden die Filamentenden zu langen Haken um-

gebogen und zu einem festen, nach unten hängenden Saum vereinigt, der aus lakunärem Gewebe besteht und keine Spur von seinem Ursprung aus verschmolzenen Filamenten erkennen läßt (Fig. 7 *MS*). Diesen Saum hat Lacaze-Duthiers (27, S. 15) als eine fünfte Lamelle beschrieben, „une lamelle très petite, qui forme réellement une cinquième lame". In diesem oberen Rande verläuft ein Längsgefäß. Dementsprechend ist der Kreislauf in den Filamentgefäßen wohl ein einfacher, wie bei Mytilus. Doch kommt ein zartes Septum in jedem Filamentgefäß vor.

Der Habitus der Kiemen bei Anomia erinnert sehr an Pecten, wie auch die auffallende Feinheit der Filamente. Die Gleichheit der Filamente und der glatte Charakter der Kiemenblätter sowohl, wie das Fehlen von interlamellären und interfilamentären Verwachsungen könnten auf einen viel primitiveren Zustand deuten. Demzufolge leitet Pelseneer (46) Anomia direkt aus den Solenomyiden ab und hält sie für die ursprünglichste Form unter den Fadenkiemern. Ich halte diese Schlußfolge nicht für bewiesen. Der einfache Bau der Anomia-Kieme kann auch durch Rückbildung entstanden sein. Denn er erinnert an den Kiemenbau derjenigen Pectiniden, bei denen es nicht zweifelhaft sein kann, daß Rückbildungszustände vorliegen. Ich halte jedoch die ausschließliche Berücksichtigung der Kiemenstruktur nicht für genügend beweiskräftig, um eine bestimmte Meinung auszusprechen.

Wenn wir andere anatomische Merkmale zum Vergleich heranziehen, kommen wir auch zu keinem endgiltigen Resultat. Einen ursprünglichen Charakter von Anomia erblickt Pelseneer in der dorsalen Lage des Herzens und dem Vorkommen eines einzigen Arterienstammes, „bulbe aortique", zwei Merkmalen, bei denen eine Uebereinstimmung mit den Nuculiden zu erkennen ist. Anderseits sind der monomyare Charakter, die fast totale Rückbildung des Fußes, die eigentümliche Entwickelung der „Kalkscheibe" und die Perforierung der Schale Eigenschaften, die eher auf einen ziemlich hohen Grad der Differenzierung deuten. Freilich aber sind diese meist solche ganz eigentümliche und allein stehende Charaktere, daß sie keinen bestimmten Beweis in Bezug auf die Verwandtschaft liefern können.

Das wichtigste Zeugnis findet man in den Angaben von Jackson (24) über den Prodissoconch. Diese embryonale Schale soll eine sehr auffallende Uebereinstimmung mit den Pectiniden aufweisen, woraus dieser Autor mit ziemlicher Bestimmtheit auf eine phylogenetische Verwandtschaft schließt. Nach Jackson's Angaben

soll sich Dimya in der Ontogenie der Schale sehr eng an Anomia anschließen. Ueber die Weichteile dieser Muschel habe ich nur die Beschreibung der Kiemen von Dall (9) auffinden können. Diese Form zeigt den höchsten bekannten Grad der Rückbildung der Kiemen. Das äußere Blatt ist verloren gegangen, wie auch die aufsteigenden Filamentschenkel des inneren Blattes. Die allein erhalten gebliebenen absteigenden Schenkel sind ohne irgend welche Verbindung miteinander. Wenn diese Form, wie gewöhnlich angenommen wird, Anomia sehr nahe verwandt ist, liefert sie durch Analogie eine weitere wichtige Andeutung, daß die Einfachheit der Anomia-Kieme durch Rückbildung zu erklären ist, daß sie also von den Pectiniden entsprungen ist. Vorläufig halte ich daher die Ableitung von den Pectiniden immerhin noch für die wahrscheinlichste, obgleich mehrere Thatsachen dagegen sprechen.

IV. Astarte-Gruppe.

Eine weitere sehr einfache Kiemenform ist diejenige der Astartiden, unter welchen Astarte selbst am primitivsten gebaut ist. Für diese Gattung habe ich keine genauen Angaben in der Litteratur gefunden. In mancher Hinsicht stimmt sie mit Cardita vollkommen überein. Bei beiden ist die Kiemenachse zu einem besonderen an Arca erinnernden Träger ausgebildet; bei beiden ist das innere Kiemenblatt mit einer schwachen marginalen Rinne versehen, welche aber beim äußeren Blatt vollkommen fehlt. Die Filamente sind vollkommen gleich, liegen in einer Ebene und sind durch vasculäre, interfilamentäre Verbindungen vereinigt, welche aber sehr zart sind und durch große Zwischenräume getrennt werden (Fig. 8, 9, 10). In Bezug auf die interlamellären Verwachsungen unterscheiden sich beide Formen ein wenig von einander (Fig. 8, 9). Bei Astarte ist die Verbindung durch kurze, gefäßhaltende Balken vermittelt, die von einem Filamentschenkel direkt zum nächsten hinübertreten (Fig. 8 *Il*). Bei Cardita dagegen sind dieselben zu Wülsten entwickelt, welche auf der Innenfläche einer Lamelle meist parallel den Filamenten liegen (Fig. 9 *w*), um sich erst später abzulösen und schräg zur anderen Lamelle hinüberzutreten (Fig. 9 *Il*). Ein weiterer Unterschied besteht in dem Grad der Verwachsung der Kiemen mit benachbarten Körperteilen. Wie schon von Pelseneer (46) angegeben ist, ist diese Verwachsung bei Cardita vollkommen ausgeführt, so daß Kloake und Atemhöhle gänzlich getrennt sind. Bei Astarte dagegen scheint die Verwachsung der aufsteigenden Lamellen der

inneren Blätter mit dem Körper nicht vollkommen zu sein. Hinter dem Körper sind diese Lamellen mit einander und mit der intersiphonalen Verwachsung des Mantels vereinigt.

Soweit ein Unterschied in der Kiemenbildung vorhanden ist, herrschen ursprünglichere Verhältnisse somit bei Astarte. Dabei ist nur zu bemerken, daß die scharf abgesetzten interlamellären Verwachsungen bei Cardita nicht zu verwechseln sind mit den dünnen, plattenartigen Gebilden bei Arca, die man als Verwachsungen der flügelartigen Erweiterungen der Filamentschenkel auffassen kann. Vielmehr sind dieselben als eine weitere Ausbildung der schon bei Astarte differenzierten Verwachsungsstränge zu erklären, eine progressive Entwickelung, die ihren Höhepunkt erst bei den noch zu beschreibenden komplizierteren Kiemenformen, z. B. Venus, Psammobia, findet.

Ich bin der Meinung, daß die Kiemenstruktur in diesem Fall mit der wirklichen phylogenetischen Reihenfolge vollkommen übereinstimmt, daß Cardita sich aus Astarte entwickelt hat. Der Ursprung der ganzen Familie ist in den Arciden zu erblicken.

Pelseneer dagegen meint, daß die langgestreckten mit Byssus versehenen Carditen (Mytilicardia) die ursprünglichen Formen sind und den Uebergang von den Mytiliden bilden. Diese Ansicht könnte sich darauf stützen, daß die Entwickelung der interlamellären Verbindungen bei Mytilus und den Astartiden eine gewisse Aehnlichkeit aufweist. Doch scheint mir die Pelseneer'sche Meinung ganz unhaltbar. Erstens stimmt die eben erwähnte Struktur der interlamellären Verbindungen bei Mytilus eher mit Astarte selbst, als mit Mytilicardia überein, während die Schalen von Mytilus und Astarte sehr abweichend sind. Wichtiger sind die Ergebnisse der Paläontologie, welche unzweifelhaft auf die Astarten als die ältesten Formen der Familie deuten. Diese sind schon aus dem Carbon bekannt, Cardita dagegen erst aus der Trias, und die langgestreckte Mytilicardia-Form (v. Zittel [58]) am allerspätesten aus dem Tertiär. Es ist weiter zu bemerken, daß die Astartiden überhaupt eine viel ältere Familie sind als die erst aus dem Devon nachgewiesenen Mytiliden. Während außerdem die Kiemen bei den Astartiden im allgemeinen höher differenziert sind als bei den Mytiliden, ist der Habitus derselben, namentlich in Bezug auf die Entwickelung der Kiementräger, eher primitiver.

Endlich, wie oben angeführt wurde, sind der heteromyare Charakter und die Zahnlosigkeit der Mytiliden nach meiner An-

sicht keine primitiven Zustände, sondern die Resultate einer langen Rückbildung. Es wäre somit die Ableitung der Astartiden aus den Mytiliden nur durch erneute Entwickelung dieser rückgebildeten Organe zu erklären, was im höchsten Grade unwahrscheinlich ist.

Gegen die Abstammung von den Arciden kann man hauptsächlich die weite Lücke hervorheben, die in Bezug auf den Schloßbau beide Formen trennt. In der That ist der Unterschied zwischen dem rein heterodonten Schloß von Astarte und dem taxodonten der typischen Arciden (Arca Noë) ein sehr auffallender, welcher aber zum Teil verschwindet, wenn wir andere weniger typische Formen zum Vergleich wählen. Unter den ausgestorbenen Muscheln giebt es, nach NEUMAYR (40), eine Reihe von Formen, Ctenodonta, Palaearca und Cypricardites, die den Uebergang von den Taxodonten zu den Heterodonten bilden. Mit dem Ausfüllen dieser Lücke in Bezug auf die Schloßstruktur kann die Ableitung der Astartiden von den Taxodonten mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden. Unter den letzteren deuten alle Merkmale, sowohl der Kiemen und anderer Weichteile, wie auch der Schale und des Schlosses, auf die Arciden als die Stammform dieser primitiven Heterodonten.

V. Venus-Gruppe.

A. Typische Formen.

Eine sehr eng zusammenhängende Gruppe bilden nach ihren Kiemen die Gattung Cyprina und die Veneriden, wobei Cyprina wohl als eine Uebergangsform zu den primitiveren Typen zu halten ist.

Bei den Veneriden finden wir typische Riffkiemen mit mäßig starken Bogen (Fig. 11). Bei Venus verrucosa sind je 30—40 Filamente zur Bildung eines Riffs zusammengruppiert; bei Cytherea sind die Filamente etwas zahlreicher, und bei Venus mercenaria soll die Zahl nach KELLOGG (26) bis auf 70 steigen. Die Zwischenfilamente sind alle gleich untereinander, und die Grenzfilamente sind nur durch eine sehr schwache Erweiterung ausgezeichnet (Fig. 11 *Gf*). Die interfilamentären Verbindungen (Fig. 11 *If*) sind ziemlich aufgebläht, bestehen aber aus zartem Gewebe, das einen großen, mit den Filamentgefäßen in offener Verbindung stehenden Blutkanal umgiebt. Zwischen je zwei Riffen oder Falten finden sich

interlamelläre Verbindungen in der Form dicker, sich vom oberen zum unteren Rande erstreckender Platten (Fig. 11 *Il'*), die aus stark lakunärem Bindegewebe bestehen, worin 1 oder 2 große Gefäße ausgebildet sind. Von den großen, blutführenden Aussackungen dieser Verbindungen, die nach Kellogg (26) manche der Kiemenfächer bei V. mercenaria fast ganz ausfüllen, habe ich bei V. verrucosa und Cytherea keine Spur finden können. Dagegen sind meine Beobachtungen mit den seinigen in Uebereinstimmung in Bezug auf das Vorhandensein eines solchen mit spärlichem Bindegewebe umgebenen Sinus in der Mitte jedes Bogens (Fig. 11 *Il''*), wo die Lamelle zu einem sekundären Wellenthal eingefaltet ist. Diese Auswüchse der zwei Lamellen sind einander genähert, doch soll nach Kellogg keine Verwachsung stattfinden, was auch in mittleren und oberen Kiemenpartien der Fall ist. Dagegen, wenigstens bei allen von mir genau studierten Formen kommt eine Verschmelzung dieser Auswüchse zu echten interlamellären Verbindungen in dem unteren Teil des Blattes vor. Diese Verbindungen und die entsprechenden Einfaltungen der Kiemenlamellen bezeichne ich als sekundäre; die anderen erst besprochenen dagegen als primäre. Die sekundären Verwachsungen sind unter anderem daran von den primären zu erkennen, daß sie gar keine Erweiterung der mit ihnen verbundenen Filamente verursachen, doch verschwindet der Unterschied vollkommen in der Nähe des freien Blattrandes, wo die primären Grenzfilamente wie die sekundären den Zwischenfilamenten vollkommen gleichen.

Diese großen Gefäße zwischen den primären interlamellären Brücken wurden von Sluiter (51) beschrieben, ihre Verwachsung aber nicht bemerkt. Bonnet (2) bildet einen Querschnitt von Venus (Cytherea) chione ab, ohne irgend welche Differenzierung von primärer und sekundärer Einfaltung darzustellen. Die Schwäche der Faltung und die kleine Zahl der in jedem Riff stehenden Filamente (20—30) machen es wahrscheinlich, daß der Schnitt in der Nähe des Randes geführt wurde, wo die zweierlei Faltungen und Verwachsungen einander gleichen. Danach würden seine Bogen den halben Bogen meiner Darstellung entsprechen.

In der Struktur der Kiemen schließt sich Tapes nahe an Venus und Cytherea an. Petricola ist auch unzweifelhaft auf denselben Typus zurückzuführen, zeigt aber einige Eigentümlichkeiten, besonders einen hohen Grad von Unregelmäßigkeit. Die Abweichungen bei dieser Form sind vielleicht durch ihre bohrende Lebensweise zu erklären.

In dem Grade der Verwachsung der Kiemen mit Nachbarteilen unterscheidet sich Petricola ein wenig von den anderen Arten; denn die Verwachsung bei dieser Form und dementsprechend die Trennung der Kloake und Atemhöhle ist eine vollkommene, während bei Venus und Cytherea, und wahrscheinlich bei Tapes eine Spalte zwischen dem inneren Kiemenblatt und dem Körper vorkommt. Bei allen Formen verwachsen die Ctenidien hinter dem Körper miteinander und mit der intersiphonalen Mantelpartie. Die aufsteigende Lamelle des äußeren Blattes wird bei allen Formen als ein auffallender dorsaler Anhang fortgesetzt. Bei Cytherea ist nur das innere Blatt mit einer marginalen Rinne versehen. Bei Petricola und Tapes dagegen ist diese bei beiden Blättern wohl ausgebildet. Venus nimmt eine mittlere Stelle ein; die eine Art, V. verrucosa, schließt sich an Cytherea an, die andere, V. mercenaria, an Tapes und Petricola.

In der feinen Kiemenstruktur finden wir demnach kein bestimmtes Zeugnis für die phylogenetische Reihenfolge. Im allgemeinen sind die Verschiedenheiten verschwindend klein. Nur in der Verwachsung der Kiemen mit dem Körper und in der Gestalt der freien Ränder sind einige Andeutungen gegeben, nach welchen wir schließen müßten, daß Cytherea die ursprünglichste Form ist und Venus der Uebergang zu Tapes und der weiter specialisierten Petricola. In der That stimmt diese Anordnung vollkommen mit den Angaben Neumayr's (40) über die Schloßstruktur und mit dem paläontologischen Alter der Gattungen. Diese Reihenfolge können wir ohne weiteres als höchst wahrscheinlich annehmen.

Zwischen den Veneriden und den mit glatten Kiemen versehenen Astartiden bildet Cyprina den Uebergang. Die Kiemenachsen sind stark ausgebildet, an Astarte erinnernd. Die aufsteigende Lamelle des äußeren Blattes ist zu einem großen dorsalen Anhang fortgesetzt wie bei den Veneriden. Diese Lamelle ist dementsprechend am oberen Rand durch die ganze Länge festgewachsen; die aufsteigenden Lamellen der inneren Blätter verschmelzen miteinander hinter dem Körper, bleiben aber frei von hier bis in die Nähe des vorderen Kiemenrandes. In Bezug auf die Verwachsung ist die Uebereinstimmung vollkommen, einerseits mit den primitiven Veneriden (Cytherea), anderseits mit den primitiven Astartiden (Astarte).

Die Blätter sind zu den Riffkiemen zu rechnen, aber die

Faltung ist weniger stark ausgeprägt als bei den Veneriden, besonders bei dem äußeren Blatte. Die interfilamentären Verbindungen sind stark und nahestehend. Die interlamellären Verbindungen sind von demselben Typus wie bei Venus; bei dem inneren Blatt ist sogar ein Unterschied von primären und sekundären Verbindungen bemerkbar, der aber nicht so auffallend ist wie bei Venus, und beim äußeren Blatt fast gänzlich fehlt. Hier erinnert die Anordnung der Verbindungen sehr an Cardita, obgleich dieselben viel stärker ausgebildet sind. Beide Blätter sind mit einer schwachen marginalen Rinne versehen.

In ihrer Kiemenbildung schließt sich Cyprina also am nächsten an die Veneriden an, zeigt aber eine weniger fortgeschrittene Entwickelung und einen Anklang an die Astartiden. Nur in der Ausbildung der marginalen Rinne bei dem äußeren Blatt kommt ein Merkmal vor, das auf eine höhere Entwickelungsstufe hindeutet. Diesen Charakter halte ich für unwichtig und variabel, obgleich er unter einer Reihe sehr nahe verwandter Formen, wie der eben besprochenen Veneriden, einige Aushilfe darbieten kann. Parallel mit der Entwickelung der Kiemen läuft die Verwachsung der Mantelränder. Bei den Astartiden fehlen Siphonen, bei Cyprina sind diese sehr kurz, und erst bei den Veneriden sind sie gut ausgebildet.

Wie stimmen die Merkmale der Schale mit dieser Reihenfolge überein? Ueber die Abstammung der Veneriden von den Cypriniden kann kein Zweifel existieren. Die Verhältnisse hat v. Zittel (58, S. 109) bei Besprechung der Veneriden folgendermaßen ausgedrückt: „In der Juraformation (vielleicht schon in der Trias) erscheinen die ersten meist klein und dünnschaligen Arten, die größtenteils zu Cytherea gehören. Sie sind schwer von den mitvorkommenden Cypriniden zu unterscheiden, ja die Gattung Pronoe besitzt Merkmale, welche beide Familien eng miteinander verknüpfen.“ Ihm schließt sich Neumayr (40) vollkommen an.

In Bezug auf den Zusammenhang von den Cypriniden und Astartiden glaubt Neumayr (40), daß die letzteren aus den ersteren abzuleiten sind. In diesem Fall wäre es nötig, die Astarte-Kieme als eine rückgebildete Form zu erklären, was nicht unmöglich ist, aber dadurch unwahrscheinlich wird, daß die ältesten Astartiden die einfachsten, die jüngeren Formen (Cardita) dagegen die komplizierteren Kiemen besitzen. Wie stützt nun aber Neumayr seine Ansicht? Auf S. 760 schreibt er: „Bei der Erörterung der Frage, welcher Typus unter den Heterodonten als der ursprüng-

lichste betrachtet werden solle, können offenbar nur die an Pleurophorus und Cypricardia anschließenden Formen oder die mit Curtonotus verwandten Astartiden in Frage kommen.“ Die Astartiden läßt er wegfallen, hauptsächlich wegen des Fehlens oder der sehr schwachen Entwickelung von Lateralzähnen, in Zusammenhang mit der Thatsache, „daß weitaus das älteste Heterodonten-Schloß, das wir näher kennen, dasjenige von Anadontopsis Milleri Meek, mit deutlichen Lateralzähnen ausgestattet ist“. Dagegen habe ich zweierlei hervorzuheben. Erstens sind die Seitenzähne Schloßelemente, welche in hohem Maße variabel sind und worauf man kein so großes Gewicht legen darf. Ihre Variabilität hat Neumayr selbst bei den Mesodesmiden hervorgehoben. Zweitens sind Seitenzähne keineswegs so selten bei den Astartiden. So z. B. kommt bei Astarte corrugata ein deutlicher vorderer und hinterer Seitenzahn in jeder Klappe vor. Die Abstammung der Cypriniden wäre nach meiner Ansicht am besten aus solchen mit starken Lateralzähnen versehenen Astartiden zu denken. Aus diesen primitiven Astartiden wären anderseits diejenigen Arten durch Rückbildung abzuleiten, bei welchen schwache oder keine Seitenzähne vorkommen. In diesem Zusammenhange ist interessant, daß die wichtigen, von Neumayr zu den Cypriniden gerechnete Gattung Pleurophorus und namentlich Anadontopsis von anderen Autoren, wie v. Zittel (59), direkt zu den Astartiden gezählt werden.

Aus dieser Unsicherheit in der Abgrenzung beider Familien geht deutlich hervor, daß die Cypriniden und Astartiden einen gemeinsamen Ursprung besitzen. In welche Familie die ausgestorbenen Verbindungsformen eingereiht werden sollen, dies festzustellen, ist Sache der Paläontologie. Vorläufig ist es gerechtfertigt nach der Anatomie der Weichteile, besonders der Kiemen, die Astartiden als dem Urtypus der Heterodonten am nächsten stehend aufzufassen.

B. Donax- und Tellina-Reihe.

An den Veneriden-Typus schließen sich zwei Reihen von Muscheln an, welche in ihren Anfangsgliedern eine große Aehnlichkeit mit demselben aufweisen, aber am Ende zu höchst abweichenden Formen führen. In der ersten Gruppe stehen unter den von mir untersuchten Formen nur drei Arten von Donax, wonach ich dieselbe als die Donax-Reihe bezeichne. Die andere Gruppe enthält Psammobia, Tellina, Capsa und Scrobicularia. Diese wird

nach einem typischen Glied die Tellina-Reihe genannt. Asaphis ist wahrscheinlich als eine Verbindungsform einerseits beider Reihen untereinander, anderseits mit den Veneriden aufzufassen.

Ich bespreche zunächst die gleichmäßigere Donax-Reihe. In dem Habitus der Kiemen stimmen die drei Arten, D. serra, politus und trunculus, wesentlich überein. Die Kiemenachse ist schwach entwickelt. Die aufsteigende Lamelle des äußeren Blattes setzt sich als ein großer dorsaler Anhang fort und verwächst am oberen Rande mit der Uebergangslinie vom Körper und Mantel. Die Unvollkommenheit der Verwachsung bei meinem einzigen Exemplare von D. serra war fast unzweifelhaft durch Zerreißung entstanden. Bei dieser Art ist die entsprechende Lamelle des inneren Blattes auch am oberen Rande vollkommen verwachsen, aber bei D. politus und trunculus ist die Kiemenlamelle eine lange Strecke frei von dem Körper, wie konstatiert wurde, sowohl an Schnitten als durch das Untersuchen mehrerer vollständiger Tiere. Bei allen Arten verwachsen die Kiemen hinter dem Körper miteinander und mit dem Mantel zwischen den Siphonen. In der Gestalt der freien Blattränder zeigen die drei Formen drei verschiedene Ausbildungszustände: bei D. trunculus fehlt die marginale Rinne gänzlich oder ist nur schwach angedeutet beim inneren Blatt; bei D. politus ist die Rinne deutlich entwickelt beim inneren Blatt, fehlt aber noch beim äußeren; bei D. serra endlich ist eine ausgeprägte Rinne bei jedem Blatte vorhanden.

In Bezug auf die feine Struktur der Kiemen unterscheiden sich die drei Arten auffallend voneinander. Bei D. serra ist der Bau auf den Venus-Typus zurückzuführen. Die Kiemen sind stark gefaltet; die hohen Bogen können bis zu 40 Filamente enthalten (Fig. 12). An Querschnitten fällt auf, daß die Wellenthäler breit und flach sind. Die Riffe sind dagegen verhältnismäßig schmal und zeigen keine Spur der sekundären Einfaltung, die bei Venus so auffallend war. Doch ist hierin kein prinzipieller Unterschied gegeben. In der That sind die zwei Formen vollkommen in Übereinstimmung zu bringen. In der Mitte eines jeden Bogens kommt ein scharf begrenztes, mit spärlichem Bindegewebe umgebenes Gefäß zum Vorschein, das mit dem entsprechenden Gebilde bei den Veneriden vergleichbar ist (Fig. 12 *Il''*). Diese Gefäße sind viel kleiner als diejenigen der Veneriden. Daß sie trotzdem mit jenen homolog sind, geht daraus hervor, daß sie paarweise, aber erst in der Nähe des freien Blattrandes zu sekundären interlamellären Brücken

verschmelzen. Die primären, interlamellären Verbindungen sind auffallend langgestreckt in der Richtung von einer Lamelle zur anderen (Fig. 12 *Il'*). Bei dem inneren Blatt kommen neben kleinen Lakunen gewöhnlich mehrere größere Blutkanäle in jeder Verbindung vor, bei dem äußeren in der Regel, obgleich mit vielen Ausnahmen, ein einziges Gefäß, welches sich nahe an die absteigende Lamelle anschmiegt (Fig. 12 *G*). Wegen der hohen, schmalen Gestalt der Riffe sind die stark entwickelten interfilamentären Brücken zu hohlen, blutführenden Querböden ausgebildet, wie oben bei Ostrea geschildert wurde (Fig. 12 *If*).

Bei D. trunculus anderseits ist fast gar keine Faltung zu erkennen (Fig. 14). Die interlamellären Verbindungen sind alle gleich entwickelt. Diese Verbindungen gehören dem Typus an, den wir bei den Riffkiemen kennen gelernt haben, entstehen also aus reichem, lakunärem Gewebe (Fig. 14 *Il*). In der Regel ist ein großes Gefäß in jeder Verbindung differenziert, und diese Gefäße zeigen eine Neigung, sich alternierend an die zwei Lamellen anzuschmiegen. Die interfilamentären Verbindungen, haben die primitive Gestalt wie bei Astarte und Cardita, sind aber stärker entwickelt (Fig. 14 *If*).

Die Mitte zwischen den beschriebenen zwei Arten nimmt D. politus ein. Die Kiemen sind leidlich gefaltet. Die Bogen, welche aus nur etwa 15 Filamenten zusammengesetzt sind, sind breit und niedrig, nur etwa ein Drittel so hoch wie breit (Fig. 13). Die Verwachsungen zeigen mehr Aehnlichkeit mit D. trunculus als mit D. serra (Fig. 13 *If*, *Il*).

In den drei Formen, Donax trunculus, politus und serra, sehen wir eine Formenreihe, bei welcher man an eine progressive Differenzierung zugleich in der feinen Struktur der Kiemen, der Entwickelung der marginalen Rinne und der Verwachsung mit dem Körper denken könnte. Ich glaube dennoch, daß die wirkliche phylogenetische Reihenfolge gerade die umgekehrte ist, daß die einfache D. trunculus sich aus der komplizierten D. serra durch Rückbildung entwickelt hat. Die Gründe für diese Ansicht können wir besser betrachten nach der Besprechung der nach meiner Meinung sich parallel entwickelnden Tellina-Reihe.

Am Anfang dieser Reihe steht Psammobia, bei welcher die Kiemen sowohl im Bezug auf den Habitus wie auch in der feinen Struktur so auffallend mit denen von Donax serra übereinstimmen, daß man kaum an einer wirklichen Verwandtschaft zweifeln kann. Die Verwachsung der aufsteigenden Kiemenlamellen mit Körper und Mantel ist eine komplette, die Kloake und Atemhöhle also

vollkommen getrennt. Das äußere Blatt ist mit einem dorsalen Anhang versehen. — Der freie Rand des inneren Blattes besitzt eine ausgesprochene marginale Rinne; beim äußeren Blatt dagegen ist die Rinne kaum angedeutet. Die Habitus-Charaktere dieser Kiemenform sowohl wie die Aehnlichkeit zu Donax wurden schon von Deshayes (12) hervorgehoben. Querschnitte durch die Kiemenblätter haben auf den ersten Blick ein anderes Aussehen als bei Donax serra, aber in der That sind genau dieselben Elemente vorhanden (Fig. 16). Nur sind die Riffe bei Psammobia nicht ganz so hoch und entschieden breiter als bei Donax, die Einfaltungen dementsprechend schmäler und winklig. Die in der Mitte der Bogen befindlichen Gefäße (Fig. 16 *Il''*; 15 *Il''*) sind größer als bei der Donax-Form und in der Nähe des freien Kiemenrandes, wo sie zu sekundären interlamellären Verbindungen verschmelzen, ziemlich unregelmäßig, wodurch manchmal 2 oder 3 solche sekundäre Verwachsungen innerhalb eines Bogens entstehen. Die primären interlamellären Verwachsungen (Fig. 16 *Il'*) sind ziemlich dick und aufgebläht, einen großen Blutkanal enthaltend. In dem oberen Teile des Kiemenblattes schnürt sich diese Verwachsungsbrücke in der Mitte ein, wobei eine Hälfte des sich teilenden Blutkanals jeder Lamelle eng anschließt; aber erst unmittelbar am oberen Rande löst sich die dazwischen gebliebene bindegewebige Verbindung auf. Die interfilamentären Verbindungen (Fig. 15 *If*; 16 *If*) sind wie bei Donax serra zu hohlen Querböden entwickelt, deren Blutraum einerseits mit den Filamentgefäßen, andererseits mit dem Gefäß der aufgelösten sekundären interlamellären Verbindung in offener Kommunikation steht. Endlich ist bei Psammobia eine schwache Differenzierung der Grenzfilamente zu bemerken (Fig. 16 *Gf*). Dieselben sind ziemlich erweitert und die Hälften des Stützskelettes etwas auseinandergezogen. An der äußeren Kante sind sie ein wenig ausgeschnitten.

Der Kieme von Psammobia und Donax serra sehr ähnlich ist die Kieme von Asaphis. Wegen der nicht befriedigenden Konservierung meines Materiales kann ich jedoch keine genaueren Angaben darüber geben.

Höchst abweichend von Psammobia, in Struktur und Habitus der Kiemen, erscheint Tellina.

In Bezug auf die Struktur schließt sich die zweifellos nahe verwandte Capsa an Tellina eng an, während der Habitus der Kiemen weniger eigentümlich ist. Gehen wir also von dieser Form aus. Bei Capsa ist das innere Blatt normal entwickelt, be-

steht also aus den gewöhnlichen zwei Lamellen. Das äußere Blatt ist stark rückgebildet, wobei die Rückbildung hauptsächlich die absteigende Lamelle getroffen hat. Die aufsteigende Lamelle ist dagegen über die Ansatzlinie des Ctenidiums zu einem großen Anhang ausgebildet. Die Verhältnisse lassen sich in der Weise ausdrücken, daß man sagt, es kommt ein rückgebildetes Blatt in Zusammenhang mit einem normal entwickelten Anhang vor. Bei diesem schmalen, aufgeblähten Blatt ist keine marginale Rinne vorhanden; beim inneren Blatte ist die Rinne deutlich entwickelt.

Der Uebergang von dieser Anordnung zu jener von Tellina ist ein leichter. Bei letzterer Gattung ist das innere Blatt (Fig. 17 *L'*, *L''*) wie bei Capsa normal ausgebildet und mit deutlicher marginaler Rinne versehen (Fig. 17 *R*). Beim äußeren Blatte ist die Rückbildung weiter fortgeschritten. Bei den meisten Arten ist dieses Blatt auf eine einzige Lamelle reduziert (Fig. 17 *L'''*), die nach oben geschlagen und am oberen Rande mit dem Körper fest verwachsen ist. Diese Verhältnisse haben Valenciennes (55) und Deshayes (12) schon richtig erklärt, während Fischer (14) behauptet, daß überhaupt nur ein Blatt vorhanden ist. Das äußere Blatt erklärt dieser Autor als einen Anhang (appendice) des inneren ausgebildeten Blattes, wie er bei dem äußeren Blatt der Donaciden vorkommt. Das Irrtümliche in dieser Ansicht geht daraus hervor, daß bei den Donaciden und anderen mit einem Kiemenanhang versehenen Formen die Filamente des Kiemenblattes im engeren Sinne sich in den Anhang ohne Unterbrechung fortsetzen. Bei Tellina dagegen sind die Filamente des nach unten hängenden Blattes mit denen der nach oben geschlagenen Lamelle nicht kontinuierlich. Diese Unterbrechung der Filamente (Fig. 17 *Ka*) liefert den vollen Nachweis, daß diese einzige Lamelle als ein Rest des rückgebildeten äußeren Blattes zu erklären ist. Es ist möglich, daß eine Spur der zweiten Lamelle am unteren Rande dieses rückgebildeten Blattes bei T. planata zu erkennen ist, wie von Valenciennes behauptet wurde. Doch konnte ich diese Thatsache an meinen Präparaten nicht mit Sicherheit konstatieren. Bei T. crassa giebt dieser Autor an, daß das äußere Blatt vollkommen verloren gegangen ist. Nach der Analogie der Kiemenbildung bei der nahe verwandten Gattung Capsa muß man wohl Ménégaux (35) gegenüber der Ansicht sein, daß die einzige bei Tellina erhaltene Lamelle die aufsteigende, die verloren gegangene dagegen die absteigende ist. Mit anderen Worten ist das Kiemenblatt selbst verschwunden; nur der dorsale Anhang ist erhalten geblieben.

In der Verwachsung der Kiemen hinter dem Körper stimmen die zwei Gattungen überein, wie in der totalen Verschmelzung der aufsteigenden, resp. einzigen Lamelle des äußeren Blattes am oberen Rande. Bei Capsa bleibt eine offene Spalte, wenigstens bei meinen konservierten Exemplaren, zwischen dem inneren Kiemenblatt und dem Körper; bei Tellina dagegen ist die Verwachsung eine vollkommene (Fig. 17 *X*).

Die Kiemenstruktur ist fast identisch bei den zwei Gattungen. Selbstverständlich vergleicht man am besten die gut entwickelten inneren Blätter, obschon die Struktur bei dem rückgebildeten Blatte eine ganz analoge ist. Von Faltung der Kiemenlamellen ist keine Spur vorhanden (Fig. 18). Die Filamente sind alle vollkommen gleich. Verwachsungen, sowohl interfilamentäre wie interlamelläre, sind zahlreich und stark (Fig. 18 *If*, *Il*). Bei den ersteren ist das faserige Gewebe auffallend entwickelt (Fig. 18 *F*). Die interlamellären Verwachsungsbrücken sind breit-plattenartig entwickelt und bestehen aus stark lakunärem Gewebe. In der Nähe des freien Randes beim inneren Blatt spannt sich eine solche Platte zwischen den Schenkeln eines jeglichen Filamentes. Nach oben zu hören die Verbindungsplatten eine nach der anderen und in sehr verschiedener Höhe auf, werden aber als irreguläre flügelartige Auswüchse der Filamentschenkel, namentlich der absteigenden, fortgesetzt (Fig. 18 *Il''*). In den oberen Kiemenpartien verwachsen sie hie und da, ein unregelmäßiges, blutführendes Netz bildend, das die Lamellen ziemlich fest mit einander verbindet. Von dem primitiven Typus der Astartiden lassen sich diese Kiemenformen durch ihre Unregelmäßigkeit unterscheiden, die bei Capsa vielleicht etwas auffallender ist, als bei Tellina.

Scrobicularia, wie nach ihrer nahen Verwandtschaft zu erwarten ist, schließt sich in Bezug auf den Kiemenhabitus an Tellina sehr eng an. Die Rückbildung des äußeren Blattes ist ebenso hochgradig, wie bei den meisten Tellinen. Nur in dem Fehlen einer marginalen Rinne bei dem inneren Blatte läßt sich ein Unterschied erkennen. In der feineren Struktur kommen einige Abweichungen vor, obgleich der allgemeine Typus in beiden Fällen derselbe ist. Leider kann ich wegen unbefriedigender Konservierung meines Materiales keine detaillierte Vergleichung anstellen. Hier sei nur hervorgehoben, daß die interlamellären Verbindungen weniger zahlreich sind als bei Tellina, und dementsprechend etwas dicker, namentlich in der Nähe der absteigenden Lamelle (beim inneren Blatt). Hier sind sie öfters

stark angeschwollen und enthalten ein förmliches Gefäß. Im allgemeinen sind die Kiemen bei Scrobularia noch unregelmäßiger gebaut als bei den vorhergehenden Formen.

Daß Capsa, Tellina und Scrobicularia sehr nahe verwandt sind, wird niemand in Frage stellen. Der Uebereinstimmung in dem Kiemenbau entspricht eine nicht weniger ausgesprochene Uebereinstimmung in anderen Charakteren der Weichteile und Schale. Dagegen zwischen dem Kiemenbau von diesen Formen und von Psammobia ist eine so große Lücke vorhanden, daß Systematiker, die den Kiemen ein überwiegendes Gewicht zuschreiben, genötigt sind, Psammobia weit von den anderen Gattungen zu trennen. Pelseneer (46) rechnet Tellina und Psammobia sogar zu verschiedenen und ziemlich entfernt stehenden Ordnungen, Tellina zu den Tellinacea, Psammobia zu den Myacea. Dabei ist es interessant, daß er die Donaciden auch zu den Tellinacea zählt, wodurch eben so verschiedene Kiementypen zusammengruppiert werden wie bei der Vereinigung von Psammobia mit den Telliniden. Mit dem auffallenden Unterschied im Bau der Kiemen kontrastiert eine fast vollkommene Uebereinstimmung in anderen Merkmalen. Besonders stimmt die Schloßstruktur bei beiderlei Formen fast gänzlich überein. Ich halte es nun für ganz ungerechtfertigt, nur auf Grund der Kiemenstruktur zwei sonst so ähnlich ausgebildete Formen zu trennen. Vielmehr müssen wir daraus den Schluß ziehen, daß die Kiemenstruktur in diesem Fall ein ganz trügerisches Merkmal darstellt, das ohne die Kontrolle mittels anderer systematischer Charaktere zu einem vollkommen falschen Schluß führt. Die „Tellina-Reihe“ werde ich also als eine zusammenhängende Gruppe betrachten.

Nach dem Kiemenbau allein wäre es nicht unmöglich, die Donax-Reihe und Tellina-Reihe zusammen in eine Serie zu gruppieren, wobei Donax zwischen Psammobia und Capsa stehen müßte. So wäre die große Lücke zwischen Psammobia und Tellina zum Teil mit Uebergängen ausgefüllt. Diese Anordnung verträgt aber nicht die Kontrolle durch andere Merkmale. Der Habitus von Tier und Schale bei Donax würde die sonst ziemlich einheitliche Reihe stören, und in der Ausbildung des Schlosses finden wir einen weiteren Beweis dafür, daß die zwei Gruppen nicht zu einer zu vereinigen sind.

Auf den ersten Blick scheinen die Kardinalzähne bei Donax das symmetrische Spiegelbild jener bei Tellina darzustellen, ein Verhältnis, das eher auf einen getrennten als einen gemeinsamen

Ursprung hinweisen würde. So kommt bei T. nitida in der linken Klappe ein einziger gespaltener Zahn vor, während in der rechten Klappe zwei kleinere einfache Zähne vorhanden sind (Fig. 19 *E*). Demgegenüber zeigt Donax trunculus in der linken Klappe zwei einfache Zähne, zwischen welche ein großer gespaltener Zahn der rechten Klappe sich einfügt (Fig. 19 *C*). Dazu kommt aber in dieser Klappe bei D. trunculus und mehreren anderen Donax-Arten auch ein zweiter kleinerer vorderer Zahn vor. Ebenso bei vielen Tellina-Arten, Psammobia und Capsa ist ein zweiter Zahn hinten in der linken Klappe vorhanden (Fig. 19 *D*). Die am stärksten entwikelten Schlösser der zwei Reihen enthalten somit genau dieselben Elemente, und die Verschiedenheit der zwei Typen ist nur auf eine verschiedene Ausbildung derselben Grundform zurückzuführen, wobei in der Tellina-Reihe der vordere Zahn der linken Klappe verstärkt wird, in der Donax-Reihe der hintere Zahn der rechten Klappe. In jedem Fall ist der zweite Zahn der betreffenden Klappe mehr oder weniger rückgebildet.

Aus diesen Thatsachen ist es klar, daß die Donaciden keineswegs als ein Mittelglied zwischen Psammobia und Tellina einzuschalten sind.

Während diese Angaben gegen eine direkte Vereinigung der Donax- und Tellina-Reihe sprechen, weisen sie ebenso bestimmt auf eine nahe Verwandtschaft derselben hin. Die Aehnlichkeit der Kiemen bei Donax serra und Psammobia wenn sie allein stände, könnte man leicht als eine Konvergenzerscheinung erklären. Da aber auch die Schloßstruktur der zwei Reihen sich so klar auf eine gemeinsame Grundform zurückführen läßt, kann man die Annahme einer konvergenten Entwickelung mit Sicherheit durch jene einer wirklichen phylogenetischen Verwandtschaft ersetzen.

Neumayr (40), der die Beziehungen des Schlosses besonders erörtert hat, erblickt in Asaphis gerade diese verbindende Grundform. Bei dieser Muschel finden wir in jeder Klappe zwei Kardinalzähne, die alle fast gleich stark entwickelt sind — einen indifferenten Schloßtypus darstellend, von welchem die divergenten Abweichungen bei Donax und Tellina leicht abzuleiten sind (Fig. 19 *B*).

Die Kiemen bei Asaphis sind, wie oben erwähnt, sehr kompliziert und stark gefaltet. Nach der Neumayr'schen Anordnung denn sind die komplizierten Kiemenformen dieser Gruppe wirklich primitiver als die einfacheren, die letzteren also als Rückbildungserscheinungen anzusehen. Dies folgt auch mit Notwendigkeit in Bezug auf den Kiemenbau aus der nahen Verwandtschaft der

Tellina- und Donax-Reihe. Wir haben schon gesehen, wie auffallend die Uebereinstimmung der Kiemen bei Asaphis, Donax serra und Psammobia, wie leicht eine Verbindung der zwei Reihen durch diese Formen ist. Andererseits, wenn wir die einfachen D. trunculus und Tellina vergleichen, finden wir zwar, daß beide höchst einfach sind. Damit hört aber die Uebereinstimmung auf. In den Details sind die Verschiedenheiten viel ausgesprochener als die Aehnlichkeiten, wie leicht an den Abbildungen zu erkennen ist (Fig. 14 u. 18). Besonders auffallend ist der Unterschied im Habitus der Kiemen. Von einer direkten Verbindung dieser Formen auf Grund der Kiemenanatomie ist keine Rede.

Mit diesen Thatsachen in Uebereinstimmung stehen andere untergeordnete anatomische Charaktere, wie z. B. die Ausbildung der Siphonen und die Dicke der Schale. Es deuten also alle Merkmale darauf hin, daß die zwei Reihen mit jenen Gliedern konvergieren, bei welchen die Kiemenstruktur eine komplizierte ist, daß die durch einfachen Kiemenbau ausgezeichneten Formen die divergierenden Enden der Reihen darstellen.

Im Falle, daß die einfachen Kiemenformen durch Rückbildung entstanden sind, sollte man erwarten, daß an den einzelnen Muscheln Andeutungen der Rückbildung zu erkennen wären, obgleich eine rückgebildete Form oftmals eine täuschende Aehnlichkeit mit einer primitiven aufweist. In der That kommen solche Andeutungen vor. In der Donax-Reihe ist es freilich wenig, das darauf hinweist. Bei den drei von mir untersuchten Donax-Arten könnte die Reihenfolge ebenso gut eine progressive als eine regressive sein. Nur bei den Mesodesmiden, die Neumayr (40, S. 771) als „Donaciden mit innerem Ligament" bezeichnet, findet man ein Zeichen der Rückbildung. Die innerliche Lage des Ligamentes ist ein Charakter der höheren Differenzierung und macht es höchst wahrscheinlich, daß die Mesodesmiden sich aus den mit äußerem Bande versehenen Donaciden entwickelt haben. Nach Deshayes (12) sollen in der That die Kiemen der Mesodesmiden vollkommen glatt sein, während die Donaciden, ihre Vorfahren, zum Teil stark gefaltete Kiemen tragen. Der Schluß ist klar, daß die glatten Kiemen durch Rückbildung aus den gefalteten entstanden sind.

In Bezug auf die Tellina-Reihe ist der Nachweis viel bestimmter. Die oben erwähnte Unregelmäßigkeit der Kiemenstruktur deutet vielleicht auf Rückbildung hin, aber das Hauptgewicht legt man mit Recht auf den eigentümlichen Habitus des Ctenidiums.

Das merkwürdig entwickelte äußere Kiemenblatt kann man nur als eine stark rückgebildete Form erklären. Es ist keineswegs unnatürlich, daß diese Rückbildung im allgemeinen Habitus auch von einer entsprechenden Rückbildung in der feinen Anatomie der Kiemen sollte begleitet werden. Auch die Schale läßt einige Zeichen einer regressiven Entwickelung erkennen in ihrer Dünne und der parallel verlaufenden Abnahme der Stärke und der Zahl der Zähne.

Die Rückbildung sowohl der Schale wie auch der Kiemen erreicht ihren Höhepunkt bei gewissen Tellinen und Scrobicularia. Bei diesen Formen ist die Entwickelung der Siphonen eine ganz kolossale; und bei Scrobicularia erhält das Ligament eine innerliche Lage — zwei Merkmale, die zwar nicht auf Rückbildung, doch auf einen hohen Grad der Specialisation deuten.

Die phylogenetischen Beziehungen dieser Formen untereinander sind somit mit ziemlicher Sicherheit festzustellen. Dabei sei nur erwähnt, daß Neumayr (40) die Telliniden und Psammobia insoweit voneinander trennt, daß er sie für zwei unabhängig entstandene, obschon sehr nahe verwandte Seitenzweige von Asaphis erklärt, welchen Donax sich als ein dritter hinzugesellt. Mit der von mir durchgeführten Ableitung der Kiemen der Telliniden ist diese Ansicht ganz gut verträglich, denn nach Neumayr's Ansicht sind die Tellinen aus der in der Kiemenbildung mit Psammobia übereinstimmenden Asaphis abzuleiten.

Es bleibt noch eine Frage übrig. Wo stammt die Gattung Asaphis her? Die Uebereinstimmung mit den Veneriden in Bezug auf den Kiemenbau ist schon erwähnt und die Meinung ausgesprochen worden, daß diese Familie die Vorläufer der Tellina- und Donax-Gruppe enthält. Unter den Formen der Donax- und Tellina-Reihen beobachtet man eine allmähliche Abnahme der Schale, eine Reduktion der Kardinalzähne und eine progressive Verlängerung der Siphonen. Dementsprechend müßten ihre Vorfahren eine stärkere Ausbildung der Schale und des Schlosses, eine schwächere Entwickelung der Siphonen besitzen, was in der That bei den Veneriden vorkommt. Bei Tapes findet Neumayr (40) ein Schloß, das zu Asaphis führen soll. Die für die Veneriden schwache Ausbildung des Schlosses, besonders die Schmalheit der Schloßplatte, soll den Anfang der Rückbildung darstellen. Es sind jedoch immer noch drei Kardinalzähne in jeder Klappe vorhanden, wovon jeder vorderste schwach entwickelt ist (Fig. 19 *A*). Die ungezwungenste

und natürlichste Ableitung des Asaphis-Schlosses wäre dementsprechend nach meiner Ansicht durch die Annahme gegeben, daß der vorderste Zahn jeder Klappe verloren gegangen ist. Neumayr dagegen, gestützt auf die Form und Lage der Zähne, behauptet, daß die in dem Schema (Fig. 19 *A*) mit dem Sternchen bezeichneten Zähne verloren gehen, nämlich der zweite der rechten, der erste der linken Klappe. Ueber diesen Punkt kann nur die Untersuchung einer sehr großen Formenreihe und der Nachweis von Uebergangsformen einen bestimmten Entscheid liefern.

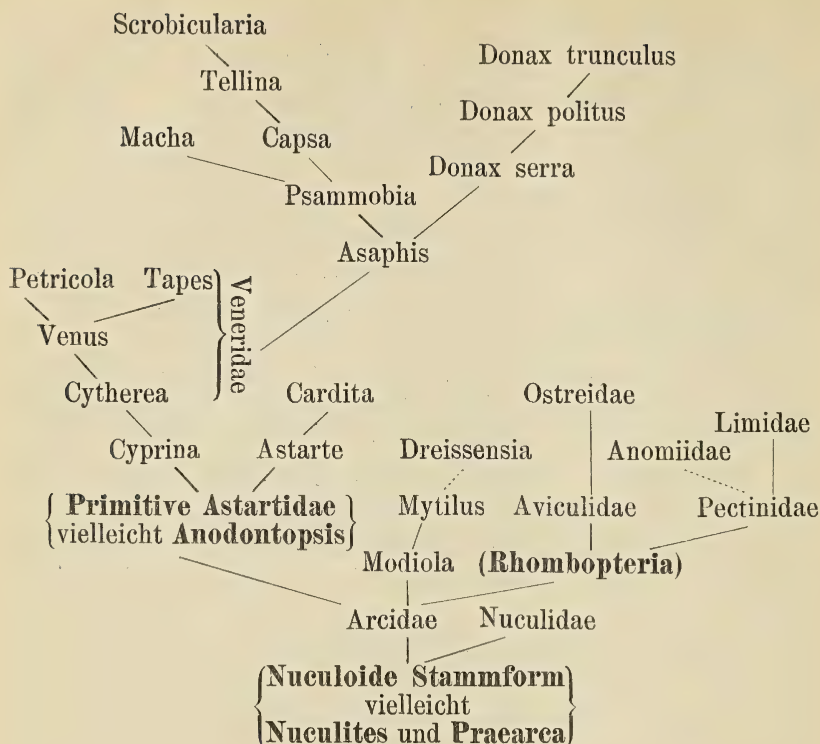
Mit der Wahl von Tapes zum unmittelbaren Vorfahren der Gattung Asaphis würde die starke Entwickelung der Siphonen und tiefe Mantelbucht bei jener Form gut übereinstimmen. Nach dem Bau der Kiemen dagegen scheint die Ableitung aus Cytherea oder Venus selbst natürlicher. Für die Entscheidung dieser Frage ist die Zahl der untersuchten Formen eine weitaus zu geringe. Vorläufig muß man mit der sicheren Annahme einer Abstammung von den Veneriden zufrieden sein und das Nähere unentschieden lassen.

Endlich sei noch die Gattung Macha kurz erwähnt, die sich sehr nahe an Psammobia anschließt und als ein daraus entstehender Seitenzweig aufzufassen ist. Merkwürdig ist nur die sehr ausgeprägte Faltung der Kiemen. Bei dieser Form bestehen die Bogen aus einer großen Anzahl Filamente und sind wenigstens dreimal so hoch wie breit. Sonst habe ich einen so hohen Grad der Riffbildung nur bei Cardium beobachtet.

Schlüsse.

Um meine Anschauungen über den phylogenetischen Zusammenhang der von mir untersuchten Lamellibranchier in klarer Weise zum Ausdruck zu bringen, habe ich sie graphisch in Form eines Stammbaums dargestellt. Diesem Stammbaum liegen vornehmlich zwei Merkmale zu Grunde, Kiemenbau und Schloßstruktur. Es steht daher zu erwarten, daß die Ausdehnung der Untersuchung auf weitere Teile der Organisation manche Veränderungen wird nötig machen.

In dem Schema sollen gebrochene Linien zweifelhafte Zusammenhänge ausdrücken. Wo eine fossile Form als Bindeglied zwischen recenten Formen eingefügt ist, ist dieselbe durch fette Schrift hervorgehoben.



Daß dieses Schema wenig von der Neumayr'schen Systematik abweicht, ist auf den ersten Blick zu erkennen und zeigt, daß nur wenige Punkte vorkommen, in welchen sich die Kiemenstruktur und Schloßbildung scharf widersprechen. Die wichtigsten, auf dem Bau der Kiemen basierten Veränderungen der Neumayr'schen Klassifikation sind folgende:

1) Die Mytiliden und die Avicula-Pecten-Gruppe zweigen getrennt von den Arciden ab. In diesem Punkt, wie überhaupt in der Beurteilung der Anisomyaria stehen die phylogenetischen Ergebnisse der Kiemenanatomie in auffallender Ueberstimmung mit der von Jackson auf der Ontogenie der Schale begründeten Systematik.

2) Die Astartiden sind, statt der Cypriniden, als die primitivsten lebenden Heterodonten anzusehen. Unter den fossilen Vertretern dieser Familie ist wahrscheinlich die Stammform der großen heterodonten Gruppe, im weitesten Sinne des Wortes, zu finden.

In Bezug auf einige in dieser Arbeit nicht behandelte Muscheln halte ich die Systematik Neumayr's noch für weniger zutreffend.

So namentlich erscheint mir seine Ordnung der Desmodonten sowohl in Bezug auf die Kiemenbildung wie auch hinsichtlich des Schlosses eine höchst heterogene Abteilung zu sein, die wenigstens in drei, durch die Anatiniden, Myiden und Mactriden vertretene Gruppen aufzulösen ist. Näheres über diese Formen hoffe ich bald veröffentlichen zu können.

Viel auffallender sind meine Abweichungen von dem Pelseneer'schen System. Der Grund hierzu ist darin gegeben, daß Pelseneer viel zu wenig Bedenken getragen hat, die Gleichartigkeit im Bau der Kiemen als Ausdruck von Blutsverwandtschaft zu deuten. Ehe man die Kieme systematisch verwertet, muß man zwei Punkte in Erwägung ziehen.

1) Wie ich oben schon durchgeführt habe, vervollkommnet sich die Kieme auf folgende Weise. Die Blättchen der Kammkieme verlängern sich zu langen Filamenten, welche zunächst vollkommen frei nebeneinander verlaufen. Später werden sie durch Wimperscheiben und eventuell durch vaskuläre interfilamentäre Verbindungen untereinander vereinigt. Zugleich kommen interlamelläre Verbindungen zum Vorschein. Die ursprünglichsten Kiemen sind glatt. Eine Vervollkommnung wird durch Faltenbildung herbeigeführt. In der Weise, wie diese Vervollkommnung geschieht, spricht sich, um mich der Terminologie v. Baer's zu bedienen, eine Art Zielstrebigkeit aus. Naturwissenschaftlich richtiger wäre es, mit Nägeli von einem im Bau der Kiemen zum Ausdruck kommenden Prinzip der Progression zu sprechen. Im Bau der Fadenkieme ist mit Notwendigkeit die Entwickelungsrichtung gegeben, daß bei zunehmender Vervollkommung die Fäden untereinander zu Lamellen verwachsen, daß weiter die Lamellen in Falten sich legen und Riffe bilden. Diese Prozesse haben sich sicherlich wiederholt und unabhängig voneinander vollzogen. So kommt die Riffbildung unter den oben erörterten Formen einerseits bei den Pectiniden und Aviculiden, anderseits bei den entfernt stehenden Veneriden zum Vorschein. Es ist auch höchst wahrscheinlich, daß dieselbe wieder unabhängig bei einigen Desmodonten Neumayr's sich entwickelt hat wie z. B. Mya und den Anatiniden. Die Ausbildung von vaskulären interfilamentären Brücken habe ich oben bei nicht weniger als vier getrennten Formen angegeben, nämlich Lima, Ostrea, Dreissensia und Astarte. Andere Merkmale der Kiemen zeigen ähnliche Beziehungen, wie z. B. die bei Ostrea und den Veneriden fast identische Ausbildung der interlamellären Verbindungen, und die Differenzierung von

Grenz- und Zwischenfilamenten, die bei vielen Anisomyarien und den zu den Desmodonten gehörenden Anatiniden vorkommt, wie auch in minderem Grade bei Psammobia.

2) Ebensowenig wie man alle ähnlich ausgebildeten komplizierten Formen für nahe verwandt halten darf, ist es erlaubt alle einfach gebauten Kiemen als ursprüngliche zusammenfassen. Wie ich oben bei Besprechung einzelner Formen gezeigt habe, kommt eine Rückbildung der Kiemen sehr oft zur Geltung. In manchen Fällen sind die rückgebildeten Formen so eigentümlich und abweichend gebaut, daß der Charakter der Rückbildung unverkennbar ist, wie namentlich bei den Septibranchiern Pelseneer's. In anderen Fällen kann man aber in Zweifel sein, ob eine gewisse Form eine rückgebildete oder eine wirkliche ursprüngliche ist. Solche Fälle sind oben bei den Telliniden, Donaciden und Anomia erwähnt. In diesem Zusammenhang ist interessant zu bemerken, daß die allereinfachsten bekannten Formen der Fadenkiemen, Arca ectomata, Amusium Dalli und Dimya wahrscheinlich als rückgebildete Formen zu erklären sind.

Durch Vernachlässigung einerseits dieser oft vorkommenden Rückbildung, anderseits jenes durch das Prinzip der Progression bedingten Parallelismus hat Pelseneer die Systematik der Muscheln, nach meiner Ansicht, viel zu einfach aufgefaßt.

Aus den obigen Erörterungen geht hervor, daß die Kiemenstruktur allein nicht die Grundlage eines Systems liefern kann. Bald führt sie zu ganz falschen Schlüssen, bald legt sie ein nur unvollkommenes und zweideutiges Zeugnis ab. Nur zum Teil finden wir die notwendige Uebereinstimmung mit anderen zur Kontrolle herangezogenen Merkmalen.

Hiermit soll nicht gesagt sein, daß die Kiemenbildung von keiner oder sogar von untergeordneter systematischer Verwertbarkeit ist. In einer so umfangreichen Gruppe wie der Klasse der Lamellibranchiaten sind die phylogenetischen Beziehungen so verwickelt, daß jedes auf ein einziges Organ oder Organsystem begründetes System notwendigerweise ein künstliches sein muß. Nur durch die Berücksichtigung von mehreren Charakteren sind die rätselhaften Fragen der Verwandtschaft zu lösen.

Ich hoffe, daß ich im Vorhergehenden einige Beiträge gebracht habe, zum Beweis dafür, daß die Kiemenstruktur, trotz aller störenden Elemente, einen der wichtigsten Charaktere darstellt, die bei Feststellung der Systematik zu berücksichtigen sind.

Freilich haben wir bis jetzt keine genügende Masse von

Detailangaben; die Zahl der untersuchten Formen ist immer noch eine verhältnismäßig kleine.

Besonders können wir viel neues Licht erwarten für die Verwertbarkeit der Kiemen, wenn die Entwickelungsgeschichte dieser Organe weiter ausgeführt ist. Fast alle embryologischen Arbeiten über die Muscheln, wie z. B. jene von Loven, Stepanoff, Hatschek, Ziegler und Korschelt, beschäftigen sich fast ausschließlich mit den allerfrühesten Stadien, und beschreiben höchstens die erste Anlage der Kiemen. Nur für Mytilus hat Lacaze-Duthiers (28) die Entwickelung der Kiemen weiter verfolgt. Leider ist dies ein so primitiver Typus, daß er wenig geeignet ist, zur Aufklärung der komplizierteren Formen beizutragen. Einige der wichtigsten Fragen, wie die Entstehung der interlamellären Verbindungen sind auch gänzlich unberücksichtigt geblieben.

Jedoch sogar in dem jetzigen mangelhaften Zustande unseres Wissens und trotz der oft vorkommenden rätselhaften oder täuschenden Erscheinungen, können wir viele Grundzüge der Phylogenie der Muscheln in der Ausbildung der Kiemen lesen. Abgesehen von zahlreichen untergeordneten Charakteren finden wir höchst verwertbare Anhaltspunkte in den verschiedenen Ausbildungstypen der interlamellären Verwachsungsbrücken, in der Differenzierung von Grenz- und Zwischenfilamenten, in der progressiv fortlaufenden Faltung der Kiemenlamellen, und über alles in der Nacheinanderfolge von Kammkieme, Fadenkieme und Blattkieme. Obgleich nach meiner Ansicht die Schloßstruktur noch immer als das wichtigste systematische Merkmal gelten muß, so behauptet doch unter den zur Kontrolle heranzuziehenden Charakteren die Kiemenstruktur den allerersten Platz.

Verzeichnis der angeführten Abhandlungen.

1) van Beneden, P. J., Mémoire sur le Dreissena, nouveau genre de la famille des Mytilacées. Ann. d. sci. nat. (Zoologie), Sér. 2, T. 3, 1835.
2) Bonnet, R., Der Bau und die Cirkulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morph. Jahrb., Bd. 3, 1877.
3) Bronn, H. G., Handbuch einer Geschichte der Natur. Bd. 3, Abt. 2. Stuttgart 1849.
4) Carus, J. V., Handbuch der Zoologie, Bd. 1. Leipzig 1868—75.
5) Claus, C., Lehrbuch der Zoologie, 2. Aufl. Marburg u. Leipzig 1883.
6) — dto., 5. Aufl. Marburg 1891.
7) Dall, W. H., Neaera. Nature, Vol. 34, 1886.
8) — Report on the Mollusca (collected by the U. S. Coast Survey Steamer „Blake"), Part I, Brachiopoda and Lamellibranchiata. Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 12, 1886.
9) — dto., Part 2, Gasteropoda and Scaphopoda, with Addenda and Corrigenda to Part 1. Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 18, 1889.
10) — Preliminary Report on the Collection of Mollusca and Brachiopoda obtained in 1887—88 (by U. S. Fish Commission Steamer Albatross). Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 12, 1889.
11) Deshayes, G. P., Traité élémentaire de conchyliologie. Paris 189—53.
12) — Histoire naturelle des Mollusques. Exploration scientifique de l'Algérie. Zoologie IV. Paris 1849.
13) Duvernoy, M., Mémoires sur le système nerveux des mollusques acéphales lamellibranches ou bivalves. Mém. Acad. Sci. Paris, T. 24, 1854.
14) Fischer, P., Observations anatomiques sur des Mollusques peu connus. Journ. de Conchyl., T. 6 (Sér. 2, T. 2), 1857.
15) — Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique. Paris 1887.
16) Fleming, J., A History of British Animals. Edinburgh 1828.
17) Grobben, C., Beiträge zur Kenntnis des Baues von Cuspidaria (Nearea) cuspidata Olivi, nebst Betrachtungen über das System der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 10, 1893.

18) Grobben, C., Zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitzungsber. Akad. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. 103, Abt. 1, 1894.
19) Hancock, A., On the Animal of Myochama anomioides. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 2, Vol. 11, 1853.
20) van Haren-Noman, D., Die Lamellibranchiaten, gesammelt während der Fahrten des „Willem Barents". Nied. Arch. f. Zool., Suppl. Bd. 1, 1881—82.
21) Hertwig, R., Lehrbuch der Zoologie, 2. Aufl. Jena 1893.
22) — dto., 3. Aufl. Jena 1895.
23) von Hessling, T., Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig 1859
24) Jackson, R. T., Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their Allies. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. 4, No. 8, 1890.
25) Janssens, F., Les branchies des Acéphales. La Cellule, T. 9, 1893.
26) Kellogg, J. L., A Contribution to our Knowledge of the Morphology of the Lamellibranchiate Mollusks. Bull. U. S. Fish Commission, Vol. 10, 1890.
27) de Lacaze-Duthiers, H., Mémoire sur l'organisation de l'Anomie. Ann. d. sci. nat. (Zoologie), Sér. 4, T. 2, 1854.
28) — Mémoire sur le développement des branchies des Mollusques Acéphales Lamellibranches. Ann. d. sci. nat. (Zoologie), Sér. 4, T. 5, 1856.
29) de Lamarck, J. B., Prodrome d'une nouvelle classification des coquilles. Mém. Soc. d'Hist. Nat. Paris, T. 1, 1792.
30) — Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. T. 5. Paris 1818.
31) Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Abt. 3. Jena 1892.
32) Langer, C., Das Gefäßsystem der Teichmuschel. Abt. 2. Denkschr. Akad. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. 12, 1856.
33) Leuckart, R., Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig 1848.
34) Leunis, J., Synopsis der Zoologie, 3. Aufl., Bd. 1, bearbeitet von H. Ludwig. Hannover 1883.
*35) Ménégaux, A., Sur la branchie des Lamellibranches et sur sa comparaison avec celle des Scutibranches. Bull. Soc. Philom. Paris, T. 1, No. 4, 1889.
*36) — Recherches sur la circulation dans les Lamellibranches marines. Besancon 1890.
37) Mitsukuri, K., On the Structure and Significance of some aberrant Forms of Lamellibranch Gills. Quart. Journ. Micr. Sc., New. Ser. Vol. 21, 1881.
38) Neumayr, M., Zur Morphologie des Bivalvenschlosses. Sitzungsber. Akad. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. 88, Abt. 1, 1883.
39) — Ueber die Herkunft der Unioniden. Sitzungsber. Akad. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. 98, Abt. 1, 1889.

40) Neumayr, M., Beiträge zu einer morphologischen Einteilung der Bivalven. Denkschr. Akad. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. 58, 1891.
41) d'Orbigny, A., Paléontologie française. Terrains Crétacés. T. 3, 1843.
42) Osborne, H. L., On the Molluscan Gill. Johns Hopkins Univ. Circulars, Vol. 3, No. 32, 1884.
43) Peck, R. H., Minute Structure of the Gills of the Lamellibranch Mollusca. Quart. Journ. Micr. Soc., New Ser. Vol. 17, 1877.
44) Pelseneer, P., Report on Anatomy of the deep sea Mollusca. Zoology of Challenger Expedition, Vol. 27, Part. 74, 1888.
*45) — Sur la classification phylogénétique des Pélécypodes. Bull. Sc. France et Belg., T. 20, 1889.
46) — Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. de Biol., T. 11, 1891.
47) Poli, I. X., Testacea utriusque Siciliae. T. 1, 2. Parma 1791—95.
48) Posner, C., Ueber den Bau der Najadenkieme. Arch. Mikr. Anat., Bd. 11, 1875.
49) Sabatier, A., Anatomie de la moule commune. Ann. d. sci. nat. (Zoologie), Sér. 6, T. 5, 1877.
50) Sharp, P. F., Remarks on the Phylogeny of the Lamellibranchs. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, March 6, 1888.
51) Sluiter, C. P., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Kiemen bei den Lamellibranchiaten. Nied. Arch. f. Zool., Bd. 4, 1878.
52) Stoliczka, F., Cretaceous Fauna of Southern India, Vol. 3, Pelecypoda. Mem. Geol. Survey of India, 1870—71.
53) Toureng, Sur le système nerveux du Dreissensia polymorpha. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 118, No. 10, 1894.
54) — Sur l'appareil circulatoire du Dreissensia polymorpha. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 118, No. 17, 1894.
55) Valenciennes, A., Nouvelles observations sur les feuillets branchiaux des Mollusques Acéphales Lamellibranches. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 21, No. 9, 1845.
56) von Vest, W., Ueber die Genera Adacna, Monodacna und Didacna Eichwald und deren Stellung im System. Jahrb. d. deutschen Malakozool. Ges., Bd. 2, 1875.
57) Williams, T., On the Mechanism of aquatic Respiration and on the Structure of the Organs of Breathing in Invertebrate Animals. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 2, Vol. 4, 1854.
58) von Zittel, K. A., Handbuch der Paläontologie, Bd. 2. München und Leipzig 1885.
59) — Grundzüge der Paläontologie. München und Leipzig 1895.

Die oben mit dem Sternchen bezeichneten Abhandlungen sind mir nur durch Referate in dem „Zoologischen Jahresberichten“ bekannt.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III.

Fig. 1. Modiola plicatula Lam. Einzelnes Filament des äußeren Blattes. × 35. *L'* absteigender Schenkel; *K* kopfartiges Ende des aufsteigenden Schenkels, mit durchbohrendem Gefäß, *G*; *If* Wimperscheiben; *Il* membranartige interlamelläre Verbindung; *R* Einbuchtung des Filamentes an der Umbiegungsstelle (marginale Rinne).

Fig. 2. Mytilus edulis Lin. Stück eines vereinzelten Filamentes des äußeren Kiemenblattes. × 35. *L'* absteigender Schenkel; *If* Wimperscheiben; *Il* strangartige interlamelläre Verbindung.

Fig. 3. Mytilus edulis Lin. Querschnitt durch das innere Kiemenblatt. × 95. *Fg* Filamentgefäß mit zahlreichen Blutkörperchen; *Sk* verdicktes Stützskelett des Filamentes; *S* Spuren eines Septums im Filamentgefäß; *If* Wimperscheiben; *G* Gefäß (mit enthaltenen Blutkörperchen) in der strangartigen interlamellären Verbindung.

Fig. 4. Dreissensia polymorpha Pall. Querschnitt durch das äußere Kiemenblatt. × 95. *Sk* verdicktes Stützskelett der Filamente; *If* vaskuläre interfilamentäre Verbindung mit enthaltenen Blutkörperchen; *F* Faserbündel; *Il* interlamelläre Verbindung mit Quersträngen von Bindegewebe.

Fig. 5. Pecten opercularis Lin. Oberes Ende eines vereinzelten Grenzfilamentes des äußeren Blattes. × 20. *L'* absteigender Filamentschenkel; *K* keulenförmiges Ende des aufsteigenden Schenkels; *If* zapfenartige Fortsätze, worauf die Wimperscheiben sitzen; *G* verdickte Randpartie der flügelartigen Erweiterung des absteigenden Schenkels; *Fl* gefaltete Partie derselben.

Fig. 6. Pecten opercularis Lin. Querschnitt durch die absteigende Pseudolamelle des äußeren Blattes im oberen Teile. × 95. *Gf* Grenzfilament mit stark verdicktem Stützskelett, *Sk*; *Fl* gefaltete flügelartige Erweiterung des Grenzfilaments; *G* Gefäß am Rande desselben; *Zf* Zwischenfilamente; *S* Septum im Filamentgefäß.

Fig. 7. Anomia ephippium Lin. Freier oberer Rand der aufsteigenden Pseudolamelle des äußeren Kiemenblattes, von der Innenseite gesehen. × 50. *Ms* homogener, aus den verschmolzenen Enden der Filamentschenkel entstandener Marginalsaum; *X* unterer Rand desselben; *Y* Verwachsungslinie der Filamente.

Fig. 8. Astarte fusca Poli. Vereinzelte Kiemenlamelle von der Innenseite gesehen. × 50. *If* interfilamentäre Verbindungen mit schwach entwickelten Faserbündeln; *Il* zerrissene interlamelläre Verbindungen.

Fig. 9. Cardita calyculata Lin. Vereinzelte Kiemenlamelle von der Innenseite gesehen. × 50. *If* interfilamentäre Verbindungen, mit stark ausgebildetem Faserbündel; *W* gefäßhaltende Wülste, welche die interlamellären Verbindungen vermitteln. Durch dieselbe sieht man die Filamente und interfilamentären Verbindungen durchschimmern. *Il* Narbe einer zerrissenen interlamellären Verbindung.

Fig. 10. Cardita sulcata Brug. Querschnitt durch das innere Kiemenblatt. × 80. *If* vasculäre interfilamentäre Verbindung; *Il* interlamelläre Verbindung.

Tafel IV.

Fig. 11. Venus verrucosa Lin. Querschnitt durch ein Kiemenblatt in Mittelhöhe. × 50. *Gf* schwach erweitertes Grenzfilament; *If* schräg getroffene interfilamentäre Verbindung; *F* Faserbündel der interfilamentären Verbindung; *Il'* primäre interlamelläre Verbindung; *Il''* Gefäße der aufgelösten sekundären interlamellären Verbindung.

Fig. 12. Donax serra Chemn. Querschnitt durch das äußere Kiemenblatt in Mittelhöhe. × 60. *If* interfilamentäre Verbindung, in Form eines Querbodens entwickelt; *F* Faserbündel der interfilamentären Verbindung; *Il'* interlamelläre Verbindung (primäre) mit großem Gefäß, *G*; *Il''* centrales Gefäß des Riffes (= Gefäß der aufgelösten sekundären interlamellären Verbindung).

Fig. 13. Donax politus Poli. Querschnitt durch das innere Kiemenblatt. × 50. *If* interfilamentäre Verbindung; *Il* interlamelläre Verbindung mit sehr großem Gefäß.

Fig. 14. Donax trunculus Lin. Querschnitt durch das äußere Kiemenblatt. × 95. *If* interfilamentäre Verbindungen mit zahlreichen Bindegewebesträngen; *Il* interlamelläre Verbindung mit großem Blutraum.

Fig. 15. Psammobia vespertina Lin. Flächenschnitt durch ein Riff des äußeren Kiemenblattes. Rechts sind Filamente schräg getroffen. × 60. *Fe* flimmerndes Epithel der Filamente; *If* bodenförmige interfilamentäre Verbindungen, mit zahlreichen enthaltenen Blutkörperchen; *Il''* centrales Gefäß des Riffes (= Gefäß der aufgelösten sekundären interlamellären Verbindung); *X* Reste des interlamellären Wasserraumes des Blattes.

Fig. 16. Psammobia vespertina Lin. Querschnitt durch das innere Kiemenblatt, im unteren Teil. × 50. *If* schräg getroffene bodenförmige interfilamentäre Verbindung; *Il'* interlamelläre Verbindung (primäre) mit großem Blutkanal; *Il''* centrales Gefäß des Riffes (= Gefäß der aufgelösten sekundären interlamellären Verbindung); *Gf* umgewandeltes Grenzfilament.

Fig. 17. Tellina planata Lin. Frontalschnitt durch Tier, kurz vor dem Visceralganglion. × 15. *N* hinteres Ende des Bojanus-

schen Organs; *Cv* Cerebrovisceralconnectiv; *M* Muskulatur des Fußes; *Ka* Ursprungslinie der Kiemenblätter (= Kiemenachse); *G* großer Blutsinus; *L′* absteigende, *L″* aufsteigende Lamelle des inneren Blattes; *R* eingebuchteter Rand desselben (marginale Rinne); *X* Verwachsung der aufsteigenden Lamelle mit Fuß; *Il* interlamelläre Verbindungen; *Sl* sublamelläres Gewebe; *L‴* einzige Lamelle des äußeren Blattes; *Y* Verwachsung des äußeren Blattes mit Körper.

Fig. 18. Tellina planata Lin. Querschnitt durch das innere Kiemenblatt in Mittelhöhe. × 95. *If* interfilamentäre Verbindung; *F* Faserbündel in derselben; *Il′* interlamelläre Verbindung; *Il″* Rest einer aufgelösten interlamellären Verbindung. Interfilamentäre und interlamelläre Verbindungen enthalten unregelmäßige Stränge von Bindegewebe, *B*.

Fig. 19. Schema der Schloßentwickelung bei der Donax- und Tellina-Reihe. Nur die Kardinalzähne sind dargestellt; die vorderen Zähne liegen rechts; die Zähne der linken Klappe sind schwarz schattiert. *A* Tapes virginea Lin. Die mit * bezeichneten Zähne sollen, nach Neumayr, rückgebildet werden. Dadurch entsteht *B*, Asaphis deflorata Lin. — *C* Donax trunculus Lin.; *D* Tellina planata Lin.; *E* Tellina nitida Poli.

Drei neue Polycladen.

Von

Dr. phil. **Marianne Plehn** in Bremen.

Mit Tafel V.

Polyporus caecus n. g. n. sp.
(Fig. 3, 4, 5.)

Das einzige Exemplar, das mir zu Gebote stand, stammt aus der Adventbai (Eisfjord) auf Spitzbergen und ist dort am 23. Juli 1889 von Herrn Professor Dr. Kükenthal in einer Tiefe von 200 m erbeutet worden. Der Boden war steinig mit etwas Schlamm.

Das Tier ist ganz flach ausgestreckt, von ovalem Umriß, 15 mm lang und 10 mm breit, vorn unbedeutend breiter als hinten. Es ist keine Spur von Färbung oder Zeichnung zu erkennen, auch von Oeffnungen sieht man bei Lupenbetrachtung nichts; eine leichte, feine, mediane Furche auf der Bauchseite ist das einzige sichtbare äußere Merkmal. Das Tier ist ganz ungewöhnlich derb; noch am äußeren Rande $^3/_4$ mm dick, in der Mitte fast 2. Der Rand weist ringsum den ganzen Körper in regelmäßigen Abständen von ca. 1 mm Poren auf, die mit freiem Auge eben noch sichtbar sind. Diese Poren sind eines von mehreren interessanten Merkmalen, welche das Tier charakterisieren. Sie stimmen im Bau überein mit den Darmastporen, die ich früher (8) für eine leider nicht bestimmbare Polyclade (vermutlich aus der Familie der Planoceriden) beschrieben habe. Sie unterscheiden sich wesentlich von den ähnlich gelegenen Poren bei Cycloporus. Bei dieser Form sind sie nur im Augenblick der Entleerung wahrnehmbar, bei dem

vorliegenden Tier sogar im konservierten Zustand; sie sind bei Cycloporus viel zahlreicher, entsprechend der feineren Verzweigung des Darmsystems; bei Polyporus sind im ganzen nur etwa 50 vorhanden (Fig. 4). Die Darmäste sind typisch perlschnurartig, und die letzte Auftreibung, die durch den Porus nach außen mündet, ist von genau der gleichen Beschaffenheit wie die vorhergehenden; es kommt nicht zur Bildung einer abweichend gebauten Endblase. Eine Muskulatur konnte ich nicht konstatieren, abgesehen von dem sehr deutlichen Ringmuskel, der immer als Sphincter zwischen je zwei Anschwellungen des Darmes liegt. Da hier die Oeffnung permanent zu sein scheint, ist eine Muskulatur natürlich auch weniger nötig als bei Cycloporus, wo der Darminhalt durch das über der Oeffnung zusammenschließende Epithel hinausgepreßt werden muß.

Die histologische Erhaltung des Randes ist leider keine besonders gute, er erscheint streckenweise wie zerfasert; die Basalmembran setzt sich nicht auf den Rand fort; die Schichten des Hautmuskelschlauches, die auf der Rücken- und der Bauchfläche sehr scharf gegeneinander abgegrenzt sind, gehen nach dem Rande zu diffus ineinander über.

Der M u n d liegt wenig hinter der Mitte des Körpers, genau in der Mitte der geräumigen P h a r y n g e a l t a s c h e, deren Länge etwas mehr als ein Drittel der Körperlänge beträgt; sie ist ziemlich schmal, hat sieben Paar flache Seitentaschen und enthält einen schwach gefalteten P h a r y n x. Der Darmmund liegt ganz wenig weiter nach vorn als der äußere Mund. Der H a u p t d a r m ist recht weit; er reicht vorn und hinten ein wenig über die Pharyngealtasche hinaus und entsendet neun Paar Aeste nach den Seiten, außerdem den medianen Ast nach vorn. Die Verzweigung der Darmäste ist keine sehr reichliche, wie das auch aus der beschränkten Anzahl von Poren hervorgeht, in denen sie am Körperrande münden.

Das große, in eine derbe Kapsel eingeschlossene G e h i r n liegt am Ende des ersten Sechstels, ziemlich weit vom vorderen Ende der Pharyngealtasche. Die Nervenstränge sind recht voluminös, dorso-ventrale Kommissuren sind stellenweise überaus deutlich zu sehen; das dorsale Nervennetz ist auffallend stark entwickelt, was bei der beträchtlichen Dicke des Tieres erklärlich ist.

A u g e n f e h l e n g ä n z l i c h. Bis jetzt war nur ein Fall bekannt, wo ein solches Verhalten durch mikroskopische Untersuchung vollständiger Schnittserien sicher festgestellt werden

konnte. Es ist das die Leptoplanide Acelis arctica (8), eine gleichfalls von Herrn Professor Kükenthal im nördlichen Eismeer gesammelte Form, östlich von Spitzbergen, also nicht sehr weit vom Fundort unseres Tieres. Auch jene Form zeichnet sich durch eine ganz auffallende Dicke und Konsistenz aus. Da liegt es nahe, diese derbe Körperbeschaffenheit ebenso wie das Fehlen der Augen durch die ähnlichen Lebensbedingungen zu erklären, durch den Aufenthalt in verhältnismäßig bedeutender Tiefe des arktischen Meeres. — Im übrigen sind die Tiere, obwohl zur gleichen Familie gehörig, doch sehr voneinander verschieden.

Das mir vorliegende Exemplar ist noch nicht völlig geschlechtsreif; immerhin sind alle Organe bereits in der Anlage vorhanden und gestatten eine Beschreibung ihrer Lage, wenngleich ihr feinerer Bau noch nicht der definitive ist. Ovarien und Hoden sind normal gelagert, auf die Rücken- resp. Bauchseite beschränkt. Sehr deutlich sieht man die feinen Samenkanälchen und die letzten Zweige der Eileiter, die von den Keimdrüsen ausgehen, aber noch nicht bis zu den distalen Leitungswegen zu verfolgen sind. Auch die großen Samenkanäle und die Uteri sind — wenigstens streckenweise — erst in Form solider Stränge entwickelt und haben offenbar ihre endgiltige Länge noch nicht erreicht. An der Stelle der künftigen männlichen Geschlechtsöffnung hat sich das Epithel zu einer Grube eingesenkt; darüber sieht man zwei übereinander gelagerte, nur durch eine Einschnürung voneinander getrennte Säcke (Fig. 3), die die Anlagen der Körnerdrüse und der Samenblase darstellen; ein Durchbruch vom Antrum zum Lumen der Samenblase ist noch nicht erfolgt. Die Samenkanäle schließen sich an ihre Wand an, an der Stelle, wo sie mit der Körnerdrüse kommuniziert; beim reifen Tier wird also eine gesonderte dorsale Körnerdrüse vorhanden sein.

Der weibliche Apparat ist, wie bei Trigonoporus, durch eine zweite Oeffnung charakterisiert, die an der Rückwärtsverlängerung des Eierganges liegt. Diese zweite Oeffnung befindet sich am Körperrande, in einer Reihe mit den Darmastsporen. Die normale Oeffnung liegt ihr sehr nahe, dicht am Hinterende des Körpers, ziemlich weit von der männlichen entfernt.

Man kann das Tier der Familie der Leptoplaniden einreihen, doch läßt es sich in keinem der bekannten Genera unterbringen. Eins seiner hervorstechendsten Merkmale, die zweite Oeffnung des weiblichen Apparates, legt es nahe, an eine Verwandtschaft mit Trigonoporus zu denken. Diese ist aber jedenfalls nicht eng.

Abgesehen von dem ganz anderen Habitus, zeigen sich schon im Bau des männlichen Apparates — soweit man nach dem noch nicht völlig entwickelten Tier urteilen darf — Unterschiede, insofern hier offenbar eine Samenblase zur Entwickelung gelangt, die bei Trigonoporus fehlt.

Die Abwesenheit von Augen, die sich wohl auf die äußeren Lebensverhältnisse wird zurückführen lassen, würde hier weniger ins Gewicht fallen als das Vorhandensein der Darmastporen, die in dieser Art der Ausbildung allein dastehen, von dem früher citierten Vorkommen bei einer unbestimmbaren Form abgesehen.

Das neue Genuß, das errichtet werden muß, und das ich Polyporus nenne, ist folgendermaßen zu charakterisieren: Leptoplaniden mit sehr derbem, breit-ovalem Körper. Mund ungefähr in der Mitte der Bauchseite. Darmastporen rings um den ganzen Körper. Getrennte Geschlechtsöffnungen. Männlicher Apparat nach hinten gerichtet. Weiblicher Apparat mit zweiter Oeffnung am Körperrande, an der Rückwärtsverlängerung des Eierganges. Augen fehlen.

Leptoplana californica n. sp.

(Fig. 1 u. 2.)

Es ist nur ein Exemplar vorhanden, das von Herrn Mac Farland in der Monterey-Bai, Californien, in einer Tiefe von 30 bis 40 m gefischt worden ist. Das Tier ist breit-oval, Länge 12 mm, Breite 9 mm, vorn etwas breiter als hinten; es ist recht gut ausgestreckt, zeigt nur wenige leichte Falten am Rande. Von Zeichnung oder Farbe ist auf keiner Seite eine Spur zu sehen; Tentakel und Saugnapf sind nicht vorhanden.

Die Pharyngealtasche und in ihr der Mund liegen central; die Tasche nimmt die Hälfte der Länge des Tieres ein, ihre Breite beträgt etwa 2 mm; sie besitzt 7 Paar nicht sehr tiefe Seitentaschen und beherbergt den sehr fein gefalteten Pharynx.

Die Augen sieht man schon mit der Lupe sehr deutlich (Fig. 2); $2\,^1/_2$ mm vom Vorderende liegen die beiden Tentakelaugengruppen, die als tiefschwarze Pünktchen von elliptischer Form erscheinen. Die großen Achsen der Ellipsen divergieren nach vorn. Die Gehirnhofaugengruppen sind länger gestreckt; sie beginnen hinten zwischen den Tentakelaugen, ziehen aber weiter

nach vorn und nähern sich dort einander. Weil die Augen kleiner sind und tiefer liegen, erscheinen die Gruppen viel heller als die der Tentakelaugen, nur an ihrem vorderen Ende findet sich je ein großes, oberflächlich gelegenes Auge, das ebenfalls schon bei Lupenbetrachtung sichtbar ist (Fig. 2). Das Gehirn liegt zwischen den dazu gehörigen Augengruppen.

Die gemeinsame Geschlechtsöffnung befindet sich $1\,^1/_2$ mm vom Hinterende. Sie führt einerseits in eine weite, muskulöse Bursa copulatrix, deren Wand in Längsfalten gelegt ist und die oben in den Schalendrüsengang übergeht. Der Eiergang setzt sich nach hinten in eine ziemlich große accessorische Blase fort. Der Uterus umfaßt den Pharynx; er liegt vorn dem Gehirn nahe.

Nach vorn führt die Oeffnung in das Antrum masculinum. Der Penis ist mit einem feinen, langen, biegsamen Stilett versehen, das nahe der Oeffnung der Körnerdrüse inseriert. In die Körnerdrüse ragen zahlreiche Epithelfalten hinein; sie bildet die direkte Fortsetzung der muskulösen Samenblase, die ihr an Größe ungefähr gleichkommt und die die beiden Vasa deferentia aufnimmt.

Obwohl das Tier keinerlei sehr bemerkenswerte Eigenschaften besitzt, paßt es doch nicht ganz genau in eines der bekannten Genera. Der Mangel an Saugnapf und Tentakeln weist es in die Familie der Leptoplaniden, und innerhalb dieser Familie steht es dem Genus Leptoplana am nächsten, unterscheidet sich von demselben freilich insofern es nur eine Geschlechtsöffnung besitzt. Ich möchte es trotzdem in dies Genus einreihen und die Diagnose desselben in diesem Sinne modifizieren. Dazu fühle ich mich um so eher berechtigt, als ich soeben Gelegenheit hatte, eine Polyclade aus Neu-Seeland zu untersuchen — worüber ich binnen kurzem berichten werde — die in ihrem ganzen Habitus völlig mit dem Genus Leptoplana übereinstimmt, besser als das vorliegende Tier, die aber auch nur eine Geschlechtsöffnung besitzt und deren Kopulationsapparat genau dem hier beschriebenen gleicht.

Amblyceraeus luteus n. g. n. sp.

(Fig. 6, 7, 8.)

Das Tier stammt aus der Monterey-Bai, Kalifornien; ich verdanke es Herrn Mac Farland, der es dort mit Leptoplana

californica zusammen in einer Tiefe von ca. 30 m gefischt hat. Die Abbildung (Fig. 7) ist nach einer Zeichnung hergestellt, die Herr MAC FARLAND von dem lebenden Tier entworfen hatte. Die Länge betrug 45 mm, die Breite 25 mm. Mit Ausnahme eines medianen Streifens, der den schmalen, aber sehr hohen Rückenwulst enthält, ist das Tier außerordentlich zart; der Rand ist gefaltet. Die Farbe der Rückenseite ist ein ziemlich lebhaftes, bräunliches Gelb, die Bauchseite ist hellgelblich; am Rande sieht man einen ganz weißen Saum. In der Mitte des Rückenwulstes verläuft eine feine schwarze Linie, deren Pigment ausschließlich im Epithel liegt. Sie setzt sich bis zum Vorderrande fort und geht hier in einen kurzen, etwas breiteren Streifen über, der quer zwischen den beiden Tentakeln verläuft, und sich auf ihre Kante fortsetzt, also U-förmig gebogen erscheint. Die Tentakel sind klein und liegen nahe aneinander; sie sind zipfelförmig, aber durchaus nicht spitz, ihr Rand ist vielmehr leicht wulstig und endet in einem kleinen Knötchen. Zwischen den Tentakeln schimmern zahlreiche Augen durch; das Innere derselben ist ganz von Augen erfüllt.

3 mm vom Vorderende liegt das Gehirn; leider ist das Tier gerade dort an einer ganz kleinen Stelle ein wenig beschädigt, so daß sich nichts absolut Sicheres über die Gehirnhofaugen aussagen läßt; es scheint mir, als ob dieselben ganz fehlten, mit Ausnahme eines großen Auges jederseits, das dem Gehirn vorn unmittelbar aufliegt.

Der Mund befindet sich 5 mm von vorn, an der Grenze des ersten Neuntels. Der Pharynx nimmt eine mittlere Stellung ein zwischen dem kragenförmigen und dem glockenförmigen, wie ihn Thysanozoon einerseits und Prostheceraeus andererseits besitzen; er zeigt wenige sehr große Falten. Aus der ziemlich kleinen Pharyngealtasche führt der Darmmund in den weiten Hauptdarm, der ganz hinter der Tasche liegt. Er zeigt den gleichen Bau wie bei Thysanoplana (8), d. h. er entsendet zahlreiche, unregelmäßig verteilte Aeste nach den Seiten und hie und da auch nach oben, so daß man auf einem Querschnitt deren acht bis zehn, ja noch mehr antreffen kann. Die Aeste vereinigen sich bald wieder miteinander; in den zarten Seitenfeldern findet sich nur noch eine Schicht.

Am Ende des ersten Viertels liegt die männliche Oeffnung auf einem kleinen Kegel. Der Penis ist mit einem kurzen Stilett bewaffnet; Ductus ejaculatorius und Ausführungsgang der

Körnerdrüse durchziehen ihn getrennt. Die walzenförmige Samenblase hat ganz auffallende Dimensionen; auch die Vasa deferentia und die Samenkanäle sind ungewöhnlich weit.

Am Ende des ersten Drittels liegt, ebenfalls auf einem kleinen Kegel, die weibliche Oeffnung. In den letzten Teil des Ausleitungsganges entleeren die Schalendrüsen ihr Sekret. Das Epithel dieses Schalendrüsenganges setzt sich scharf ab gegen das Flimmerepithel des Eierganges. Die Grenze zwischen beiden Abschnitten wird noch deutlicher durch die Muskelschicht des Eierganges, welche sich nicht auf den Schalendrüsengang fortsetzt.

Der Uterus ist beiderseits als kurzer, weiter Sack entwickelt; er ist prall mit Eiern gefüllt.

Etwas vor der Mitte liegt ein großer, sehr muskulöser Saugnapf.

Das Tier nimmt eine Mittelstellung ein zwischen den Pseudoceriden und den Euryleptiden, doch scheint es der letzteren Familie etwas näher zu stehen, besonders in der allgemeinen Anordnung der Organe, die weiter nach vorn gerückt sind als im allgemeinen bei den Pseudoceriden. Von den Euryleptiden unterscheidet es sich freilich auch, insofern der Mund nicht dicht hinter dem Gehirn liegt und der Pharynx nicht eigentlich röhrenförmig ist; andererseits ist derselbe aber gröber und weniger gefaltet als bei irgend einer Pseudoceride. Das Verhalten des Hauptdarms, der ganz hinter der Pharyngealtasche liegt, nähert sich ebenfalls mehr dem bei den Euryleptiden gebräuchlichen. Dagegen ist wieder die Art des Ursprungs der zahlreichen Darmastwurzeln nur von einer Pseudoceride, Thysanoplana, bekannt. Da dieser Verzweigungsmodus jedenfalls mit der starken Ausbildung des Rückenwulstes zusammenhängt, und ein solcher in beiden Familien oft sehr entwickelt ist, wird diesem Merkmal keine große systematische Bedeutung zuzuerkennen sein. Besonders sind in letzterer Beziehung wohl die Tentakel zu berücksichtigen, die keine Aehnlichkeit mit den spitzen, gefalteten Pseudoceridententakeln haben, sondern entschieden stumpf, zipfelförmig und solid sind, wie bei den Euryleptiden. — Wenn es sich mit den Gehirnhofaugen verhält, wie ich vermute, wenn nur die zwei dem Gehirn anliegenden vorhanden sind, so weicht das Tier in diesem wichtigen Punkte von beiden verwandten Familien ab.

Die Diagnose lautet:

Euryleptiden von großer, zarter Gestalt. Sehr hoher Rückenwulst. Mund im vorderen Teil der Pharyngealtasche, doch in einiger Entfernung vom Gehirn. Pharynx zum kragenförmigen überleitend. Hauptdarm weit, hinter der Pharyngealtasche gelegen, entsendet zahlreiche enge Darmastwurzeln, die vielfach übereinander entspringen. Tentakel klein, solid, mit wulstigem Rande. Augen in den Tentakeln und am Vorderrande. Gehirnhofaugen?

Litteratur.

1) A. Lang, Die Polycladen des Golfs von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, IX. Monographie.) Leipzig 1884.
2) Bergendal, Polypostia similis. Lund 1893.
3) — Einige Bemerkungen über Cryptocelides Loveni. Lund 1893.
4) Graff, Enantia Spinifera, der Repräsentant einer neuen Polycladenfamilie. Graz 1889. (Mitt. des Naturw. Ver. f. Steiermark, 1889.)
5) — Pelagische Polycladen. (Arb. a. d. zool. Inst. zu Graz, Bd. 5, No. 1, 1892.)
6) Gamble, Contributions to a knowledge of British marine Turbellaria. (Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 34.)
7) — Turbellaria of Liverpool Marine District. (Abstr. in Journ. R. Micr. Soc., 1894.)
8) Plehn, Neue Polycladen. (Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 30, S. 137—172.)
9) — Die Polycladen der Planktonexpedition. (Ergebnisse der Planktonexpedition der Humboldt-Stiftung, Bd. 2, H. f. 1896.)
10) Stummer-Traunfels, Tropische Polycladen. I. Das Genus Thysanozoon Grube. (Arb. a. d. zool. Inst. zu Graz, Bd. 5, No. 4.)
11) Verrill, Marine Planarians of New-England. (Transact. Connecticut Acad. of Arts and Science, Vol. 8, P. 2, p. 459—520.)
12) Wheeler, Planocera inquilina. (Journ. Morph., Vol. 9.)
13) Woodworth, Reports on the dredging operations off the west coast of Central-America. (Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard College, Vol. 25, No. 4, p. 49—52.)

Erklärung der Figuren.

Buchstabenbezeichnung.

af Antrum femininum.
akd Anlage der Körnerdrüse.
am Antrum masculinum.
au Augen.
asb Anlage der Samenblase.
ba Accessorische Blase.
dia Diaphragma.
dmo Darmmund.
dp Darmporus.
ei Eiergang.
g Gehirn.
h Hoden.
hd Hauptdarm.
kd Körnerdrüse.
mo Mund.
p Penis.
ph Pharynx.
sb Samenblase.
sd Schalendrüsen.
sdg Schalendrüsengang.
sn Saugnapf.
u Uterus.
vda Vorderer Darmast.
♂ Männliche Oeffnung.
♀ Weibliche Oeffnung.
⚥ Gemeinsame Geschlechtsöffnung.
♀² Zweite weibliche Oeffnung.

Tafel V.

Fig. 1. Leptoplana californica n. sp. Halbschematischer Längsschnitt. Vergr. 10.

Fig. 2. Leptoplana californica. Augenstellung.

Fig. 3. Polyporus caecus n. g. n. sp. Anlage des männlichen Apparates.

Fig. 4. Polyporus caecus. Querschnitt durch einen Seitenrand. Darmastporus.

Fig. 5. Polyporus caecus. Halbschematischer Längsschnitt. Vergr. 10.

Fig. 6. Amblyceraeus luteus. Querschnitt durch die weibliche Oeffnung.

Fig. 7. Amblyceraeus luteus. Ansicht des lebenden Tieres in natürlicher Größe.

Fig. 8. Amblyceraeus luteus. Halbschematischer Längsschnitt durch die vordere Hälfte des Körpers. Vergr. 10.

Ueber das sog. „Tentorium osseum“ bei den Säugern[1]).

Von

Prof. Dr. **Franz Bayer** in Prag.

Mit 2 Textfiguren.

Es ist keine unbekannte Thatsache, daß Säugetiere aus bestimmten systematischen Gruppen vor dem Hinterhirn eine quere Knochenspange von verschiedener Form haben, die gewöhnlich — obzwar falsch — „Tentorium osseum“ genannt wird. In der einschlägigen Literatur (Bronn, Sussdorf, Ellenberger und Baum, Owen, Wiedersheim u. a.) findet man höchstens nur sehr wenige, dürftige Bemerkungen über das Vorkommen dieses Knochenstückes, das doch bei bestimmten Gruppen als ein konstantes Merkmal des Schädels zu betrachten und somit nicht ohne Wert für die Systematik ist. Und was den Ursprung der Knochengräte betrifft, so lesen wir darüber gewöhnlich, daß das wahre Tentorium cerebelli bei solchen Säugern „verknöchert“, was ich für eine gänzlich falsche Hypothese erklären muß, da ich beim Studium der betreffenden Schädelpartie im embryonalen Zustande zu ganz anderen Resultaten gekommen bin.

Ich will da nur ganz kurz angeben, bei welchen Säugetieren ich solches „Tentorium osseum“, das im Innern des Schädels

---

1) Auszug aus einer in den „Rozpravy“ der Kaiser Franz Josef-Akademie in Prag veröffentlichten Originalarbeit (aus dem anatomischen Institute des Prof. Dr. J. Janošík).

zwischen den Hemisphären und dem Hinterhirn sich erstreckt, gefunden habe. Es sind die Familien und Ordnungen: Felidae, Hyaenidae, Canidae, Viverridae, Mustelidae, Ursidae, Pinnipedia, Equidae, Cetacea und Marsupialia; außer diesen Gruppen, wo diese Knochenspange schon hier und da beobachtet wurde, fand ich noch ein kleines „Tentorium osseum“ beim Tapir und Rhinoceros, dann einen schon mehr entwickelten Knochen dieser Art bei einigen Edentaten (Manis, Dasypus). Auch bei einem einzigen Nager, Hydrochoerus capybara, fand ich eine analoge Bildung, aber zwischen den Stirn- und Scheitelbeinen. Bei einigen dieser Säugetiere hängt der Knochen in Form einer Platte nur von der Schädeldecke schief nach vorn herab (z. B. Canidae, Felidae, Equidae), während er bei anderen Säugern eine ringförmige Form besitzt (z. B. Cetacea, Ursidae).

Wichtiger als diese Angaben ist die Frage des Ursprungs dieser gewiß nicht uninteressanten Knochenspange, die ganz gewiß nicht durch Verknöcherung des Tentorium cerebelli entsteht, was man deutlich an Schnitten durch den Occipitalteil des Schädels von jungen Katzen und Hunden sieht.

Bei der Katze z. B. (Fig. 1) liegt das wahre Tentorium cerebelli (*t*) mit seinem charakteristischen Blutgefäße (Sinus transversus, *s*) zwischen dem Occipitallappen der Hemisphären (*I*) und dem Mittelhirn (*III*). Wenn dieses Tentorium *t*, das bei dem Hunde nicht so abgerundet ist, sondern in die Schädelhöhle hinein mehr spitz ausläuft, verknöchern sollte und könnte, dann wäre es unmöglich, daß die Hemisphären weiter nach hinten wachsen. Das „Tentorium osseum“ entsteht hier am Occipitalrande des Parietale (*pa*) in Form eines anfangs stumpfen Höckers (*T*); wir sehen darin



Fig. 1. Längsschnitt durch den Hinterteil des Schädels eines Katzenfötus aus dem Uterus (vergrössert); *pa* Parietale, *ip* Interparietale, *so* Supraoccipitale, *T* künftiges „Tentorium osseum“, *t* Tentorium cerebelli, *s* Sinus transversus, *I*, *II*, *III* Vorderhirn, Mittelhirn, Hinterhirn. — Knochenlamellen schwarz.

viele netzartig verbundene Knochenlamellen, mit zahlreichen Osteoblasten umgeben, die auf eine sehr lebhafte Proliferation des Knochens in der Richtung nach innen, in die Schädelhöhle hinein hinweisen. Das echte Tentorium cerebelli (*t*) wird dann später samt seinem Blutgefäße *s* an die vordere Fläche des unterdessen herausgewachsenen knöchernen „Tentoriums" herabgedrückt. Beim Hunde (Fig. 2) verhält sich die Sache ein wenig anders. In der Schädeldecke, unterhalb des künftigen Parietale (*pa*) und oberhalb des noch knorpeligen Supraoccipitale (*so*) fand ich in der Regel drei Reihen von Knochenlamellen, um große Blutgefäße herum gelagert und von sehr zahlreichen Osteoblasten umgeben. Wenn man das hier reproduzierte Bild mit den Verhältnissen im ausgewachsenen Schädel vergleicht, kann man die äußere Reihe von Knochenlamellen (*ip*) nur für das künftige Interparietale, die innere Reihe (*T*) für das sich bildende „Tentorium osseum" halten. Auch hier weisen die großen Blutgefäße und zahlreiche Osteoblasten auf eine lebhafte Proliferation der Knochensubstanz, und an verbreiteten Enden der innersten Knochenlamellen sieht man deutlich, wie sich dieselben in das sie umhüllende Gewebe hineindrängen. Später löst sich die Protuberanz *T* vom Interparietale los und verwächst definitiv mit dem Parietale. Auch bei dem Hunde wird das echte Tentorium cerebelli mit seinem Sinus von den wachsenden Hemisphären an die vordere Fläche des unterdessen herausgewachsenen knöchernen „Tentoriums" gedrückt.

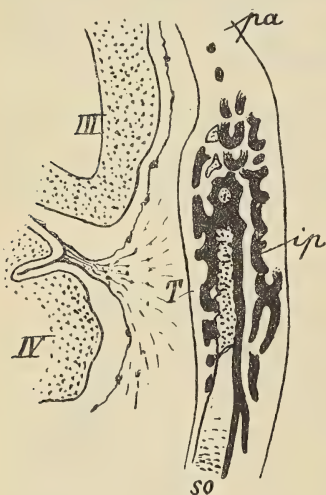


Fig. 2. Längsschnitt durch den Hinterteil des Schädels eines Hundeembryo, ein wenig lateral (noch mehr vergrößert, als Fig. 1). Bezeichnung wie oben bei der Fig. 1. Oberhalb *so* große Blutgefäße. — Knochenlamellen schwarz.

Es ist vielleicht auffallend, daß in dem Ursprunge dieser Knochenspange bei der Katze und bei dem Hunde ein großer Unterschied herrscht; bei der Katze entsteht sie, wie gesagt, an der hinteren Circumferenz des Parietale, beim Hunde an der inneren Fläche des künftigen Interparietale. Aber wenn man dies mit der Lage des ausgewachsenen „Tentoriums" vergleicht, so findet

man keine so große Differenz. Auch dann liegt diese Knochengräte beim Hunde — obzwar mit dem Parietale verwachsen — unterhalb des Interparietale, während sie bei einer älteren Katze mehr unterhalb des Parietale gelegen ist. Es entsteht somit das „Tentorium osseum“ einfach dort, wo wir es bei erwachsenen Tieren sehen.

Aus alledem folgt:

1) Der innere Knochenkamm vor dem Hinterhirn ist ein konstantes Merkmal des Schädels bei bestimmten, oben angeführten Gruppen der Säugetiere.

2) Dieses „Tentorium osseum“ entsteht unabhängig vom echten Tentorium cerebelli, das in keinem Falle ossifiziert, an der inneren Schädelwand entweder vor dem Interparietale oder an der hinteren Circumferenz des Parietale, ist aber später immer nur mit dem Parietale verwachsen. An seiner vorderen Fläche liegt dann das durch die wachsenden Hemisphären heruntergedrängte Tentorium cerebelli mit seinem konstanten Blutgefäße.

Die Knochenspange vor dem Hinterhirn führt also nicht mit Recht den Namen „Tentorium osseum“; einen neuen Namen für sie vorzuschlagen ist vielleicht doch nicht nötig — ist ja schon ihre Lage mit der des echten Tentoriums bei anderen Säugern identisch.

Es erübrigt wohl noch, die Frage über den Grund und Zweck des „Tentorium osseum“ zu beantworten. Das wollte aber bisher nicht gelingen. Es möchte vielleicht scheinen, daß es mit dem Interparietale in einer gewissen Beziehung steht. Aber es giebt Säuger, die sowohl das Interparietale als auch dieses knöcherne Tentorium besitzen (Felidae z. B.), andere Säugetiere haben nur diese Knochenplatte (Mustelidae u. a.), andere wieder nur das Interparietale ohne „Tentorium osseum“ (Artiodactyla) und endlich kenne ich Gruppen, denen beide Bildungen fehlen (Insectivora). Auch die Paläontologie läßt uns da im Stiche. Die schon z. B. im unteren Eocän vorkommenden Säuger (Insectivora, Artiodactyla u. a.) haben kein „Tentorium osseum“, das den erst im Pliocän auftauchenden Pinnipedia nie fehlt; die mit den ältesten Formen der Säuger verwandten Formen (Monotremata, Marsupialia) haben entweder kein oder ein ganz kleines „Tentorium osseum“ u. s. f. Daß es ein Auswuchs nur im stärkeren, dickwandigen Schädel wäre, dagegen spricht seine Existenz in

den dünnwandigen, perforierten Schädeln mancher Robben. Auch aus der Lage einzelner Gehirnteile läßt sich keine Folgerung ziehen. Die von OWEN ausgesprochene Ansicht über die Notwendigkeit einer festen Knochenwand zwischen dem Vorder- und Hinterhirn bei springenden Tieren ließ der genannte Autor selbst fallen (Robben und Bären springen nicht, manche springende Säuger haben kein „Tentorium osseum“).

Man kann kurz bisher keinen stichhaltigen physiologischen oder phylogenetischen Grund für das Vorkommen dieses knöchernen Tentoriums feststellen. Es ist nur soviel gewiß, daß es durch eine sehr lebhafte, vor allem durch zahlreiche, die Knochenlamellen umgebende Osteoblasten bedingte Proliferation der Knochensubstanz an bestimmter Stelle der inneren Schädelwand entsteht.

Prag, im März 1897.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1588

Ueber die Knospung von Chaetogaster diaphanus Gruith.

Von

Max von Bock

aus Livland.

Hierzu Tafel VI—VIII.

Einleitung.

Den Anstoß zu vorliegender Arbeit gaben die interessanten Untersuchungen F. v. Wagner's an Microstoma, deren Resultate in der Schrift „Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma" (Zool. Jahrb., Bd. 4, 1890) niedergelegt sind. Gleich v. Wagner die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Microstomiden der bei Anneliden vorkommenden für wesentlich gleichartig erachtend, unternahm ich es, an Anneliden die Regenerationsvorgänge zu untersuchen und diese mit v. Wagrer's Resultaten an Turbellarien zu vergleichen. Obgleich ich anfangs beabsichtigte, meine Untersuchungen auf möglichst viele oder doch wenigstens mehrere Oligochaetengattungen auszudehnen, ergab es sich doch bald, daß ich zum Teil, weil die mir zur Verfügung stehende Zeit nicht ausreichte, zum Teil aus anderen hier nicht zu erörternden Gründen den Umfang meiner Arbeit bedeutend einschränken mußte. Ich wählte daher den hier in der Umgebung Münchens massenhaft vorkommenden Chaetogaster diaphanus Gruith. zum Objekt meiner Studien, und zwar nicht bloß, weil er jederzeit leicht zu beschaffen war und bei seiner außerordentlichen Durchsichtigkeit auch dem Studium am lebenden Tier wenig Hindernisse bereitet, sondern auch, weil die Angaben, welche Semper über ihn und die Naiden gemacht hat, bereits längst von Hatschek, Vejdovsky, Bülow u. a. angezweifelt, aber nicht in begründeter Weise widerlegt worden waren.

Die Arbeiten, welche die Grundlage dieser Schrift bilden, habe ich im Laufe des soeben verflossenen Winters im zoologischen Institut der Universität in München ausgeführt und spreche dem Leiter desselben, Herrn Professor Dr. R. Hertwig, für die mir erwiesene Beihilfe und Unterstützung meinen aufrichtigen Dank aus.

Die Litteratur über die Organbildung und die histogenetischen Vorgänge bei der Regeneration ist sehr dürftig. So oft und so sehr es auch seit alten Zeiten den Naturforschern aufgefallen ist, daß manche Tiere die Eigentümlichkeit besitzen, in Teilstücke zu zerfallen oder, künstlich halbiert, die jeder Hälfte fehlenden Organe wieder zu ersetzen, so wenig eingehend sind die Vorgänge untersucht worden, durch welche die Regeneration zustande kommt. Man kann innerhalb der Litteratur über dieselbe daher zwei Abteilungen unterscheiden: eine umfangreichere, in welcher die äußeren Vorgänge der Teilung von Tieren, resp. des Wiederauswachsens verloren gegangener Körperteile untersucht oder bloß konstatiert werden, und eine kleinere, auf die neuere Zeit beschränkte Anzahl von Schriften, welche (übrigens zum Teil in sehr unvollständiger Weise) die eingehende mikroskopische Untersuchung und vergleichend-kritische Beurteilung der Regenerationsvorgänge zum Gegenstande haben. Da die erstgenannte Gruppe für den Zweck meiner Arbeit gar keinen Wert hat, habe ich sie hier unberücksichtigt gelassen; aus der zweiten habe ich die über regenerative Organbildung handelnden Schriften, welche Würmer behandeln, soweit sie mir bekannt geworden, in dem am Schlusse angefügten kleinen Litteraturverzeichnis angeführt und werde in dieser Arbeit wiederholt auf sie zu verweisen haben.

Es sei mir erlaubt, auch noch einige Worte über die Schwierigkeiten vorauszuschicken, welche gerade dieser Wurm der Beobachtung der Regenerationsvorgänge entgegensetzt. Schon Semper erwähnt ihrer mehrfach. Und in der That kann man annehmen, daß sie es waren, welche im Verein mit der unvollkommenen Technik jener Zeit, zu welcher Semper arbeitete, den größten Teil seiner thatsächlichen Irrtümer veranlaßt haben. Da ist zunächst zu erwähnen, daß der Chaetogaster eine große Neigung zeigt, bei der Konservierung sich spiralig zu drehen oder in verschiedenen Richtungen zu krümmen oder gar in den Knospungszonen durchzureißen. In letzterem Fall sind die betr. Tiere natürlich ganz unbrauchbar, und sterben sie nicht in gerade gestreckter Stellung, so ist es sehr schwierig, gute symmetrische Querschnitte von ihnen zu erhalten. Ferner kommt es oft vor, daß bei der Konservierung der Darm in der Knospungszone durchreißt,

während der Wurm äußerlich gut erhalten zu sein scheint. Dabei kontrahiert sich der Darm, und durch dieses Zurückweichen des Darmes in der Kopfzone muß man auf Querschnitten ein ganz falsches Bild von den Lagebeziehungen der dem Darm und der dem Hautmuskelschlauch anliegenden Gebilde bekommen. Auch reißen dabei oft die paarigen Schlundkanäle ab. Sodann ist die ganz außergewöhnliche Kontraktilität des Chaetogaster in der Längsachse zu erwähnen. Erstens bewirkt sie, da natürlich die verschiedenen Würmer in verschiedenem Kontraktionszustande sterben, daß man aus der Dicke seiner Querschnitte überhaupt keine zuverlässigen Schlüsse ziehen, noch auch über die Längsausdehnung der in den Schnitten gesehenen Gebilde sichere Vergleiche anstellen kann. Zweitens muß ich aus der Beschreibung, welche Semper von der Konservierung seines Materials giebt, schließen, daß die Tiere bei ihm in noch viel mehr verkürztem Zustande gestorben sind, als meine Chaetogaster. Seine $^1/_{30}$ bis $^1/_{40}$ mm dicken Schnitte müssen daher durch die starke Verkürzung des Wurmes erst recht unbrauchbar für das Erkennen feinerer histologischer Verhältnisse gewesen sein. Endlich klagt Semper noch mit Recht darüber, daß die Vorgänge der Regeneration bei Chaetogaster sich in so „stürmischer Weise abspielen“, daß im Inneren der Knospungszone, wie des wachsenden Schwanzendes die Elemente sich so drängen, so unabgegrenzte und unentwirrbare Massen bilden, wodurch die Beobachtung vieler Einzelheiten, insbesondere der ersten Anlage mancher Organe ganz unmöglich gemacht wird.

Ueber die Methode meiner Arbeiten, die ich der Vollständigkeit wegen nicht unerwähnt lassen will, kann ich kurz hinweggehen, da ich nichts Neues in dieser Beziehung zu bieten habe. Ich konservierte die Würmer teils mit starken wässerigen Sublimatlösungen, teils mit Gemischen von Chrom - Essig- und in verschiedenen Quantitäten hinzugesetzter Osmiumsäure. Stets wurde die Konservierungsflüssigkeit zuvor stark erhitzt, um ein möglichst plötzliches Sterben der Würmer zu bewirken, da man sie nur so in einigermaßen gestrecktem Zustande erhält. Ich fand, daß der letztere Zweck durch die Sublimatlösungen am besten erreicht wurde, während die Chrom - Essig - Osmiumsäurekonservierung deutlichere Bilder in den Schnitten ergab. Die Färbung erfolgte mit Boraxkarmin, welches die besten Resultate, namentlich bei Sublimatpräparaten gab, Alaunkarmin und Hämatoxylin. Die Schnitte wurden in einer Dicke von 5—15 μ (gewöhnlich 10 μ) angefertigt.

Die Anordnung des vorliegenden Stoffes betreffend bemerke

ich, daß ich zunächst in zwei Abschnitten die Beschreibung der Regeneration des Centralnervensystems und des Darmes geben will, dann in einem dritten die thatsächlichen Resultate meiner Untersuchungen rekapitulieren und mit den Regenerationsvorgängen anderer Würmer kurz vergleichen will, während der vierte und letzte Abschnitt dem Vergleiche der regenerativen mit der ontogenetischen Organbildung und einigen Bemerkungen allgemeinen Inhalts gewidmet sein soll.

Eine Schilderung der Anatomie des Chaetogaster diaphanus liegt außerhalb des Rahmens dieser Schrift. Ich will deshalb auf jene, sowie auf histologische Einzelheiten nur da eingehen, wo es für die vorliegende Frage darauf ankommt, und wende mich nun sogleich zur Beschreibung der Vorgänge, durch welche die Anlage der Knospungszone und die Neubildung des Centralnervensystems eingeleitet wird.

I. Die Anlage der Knospungszone und die Regeneration des Centralnervensystems.

Die Chaetogaster, welche ich vom Spätherbst vorigen bis zum Frühjahr d. J. als Material zu meiner Arbeit verwandt habe, und und welche zu den verschiedensten Zeiten gefangen waren, waren sämtlich in ungeschlechtlicher Vermehrung begriffen, und obgleich ich eigens nach geschlechtlichen Tieren gesucht habe, ist es mir nicht geglückt, ein solches zu finden. Auch Vejdovsky erwähnt (18), daß man die Geschlechtsorgane nur sehr selten entwickelt findet. Ich bekam also lauter mehr oder weniger lange Ketten von Individuen, die auch während wochenlanger Gefangenschaft im Glase unaufhörlich fortfuhren zu knospen. Dieser Vorgang ist in seinen äußeren Umrissen von Semper eingehend und richtig beschrieben worden (17), so daß ich mich in seiner Wiedergabe kurz fassen kann. Sobald der Wurm bei dem kontinuierlichen Wachstum am Afterende eine gewisse Länge erreicht hat, treten in einiger Entfernung vor letzterem, der sog. „Knospungszone“, Neubildungen in den Geweben auf, welche bestimmt sind, einerseits einen neuen Kopf für das hintere Zooid, andererseits ein neues Afterende für das Vordertier entstehen zu lassen. Semper bezeichnet daher den hinteren Teil der Knospungszone als „Kopfzone“, den vorderen als „Rumpfzone“, welche Ausdrücke ich beibehalten will, da sie auch nach Semper von anderen Forschern

benutzt worden sind und so gewissermaßen als eingebürgert angesehen werden können. Lange vor der Ablösung der zwei primären Zooide entsteht nun vor dem Afterende und der Knospungszone je wieder eine solche; sodann wiederholt sich dieser Vorgang abermals, u. s. f., so daß schließlich eine Tierkette von Individuen erster, zweiter, dritter u. s. w. Ordnungen vorhanden ist, die sich jedoch stets nur an der Stelle der ältesten Knospungszone teilt.

Endlich will ich noch kurz bemerken, daß sich im folgenden die Ausdrücke „oben“ und „vorn“ stets auf die Dorsalseite resp. das Kopfende, „hinten“ und „unten“ stets auf das Afterende resp. die Ventralseite beziehen sollen.

Die Betrachtung der ersten Anlage der Knospungszone und die Schilderung der Regeneration des Centralnervensystems lassen sich hier sehr wohl miteinander vereinigen, da beide sowohl zeitlich wie räumlich zusammenfallen; denn schon in den ersten bemerkbaren Zellenwucherungen der Knospungszone sind die Elemente für die Regeneration des Bauchmarks des Vordertieres und der Schlundkommissuren und oberen Schlundganglien des Hintertieres enthalten.

Hier muß ich nun etwas auf den Bau des Hautmuskelschlauches eingehen, dessen Bestandteile bei den nachher zu beschreibenden Vorgängen eine wichtige Rolle zu spielen bestimmt sind. Unter der äußerst zarten Cuticula liegt die Schicht der großen gleichartigen Epidermiszellen. Zwischen diesen, und zwar basal gelegen, sind noch andere Elemente erkennbar, auf die ich jedoch erst später zurückkommen will. Die Basalmembran des ektodermalen Epithels ist vollkommen mit einer nur sehr schwachen Ringmuskelschicht verbunden, welche bloß im Kopfe etwas stärker ausgebildet ist. An diese schließt sich nun die sehr kräftige Längsmuskulatur an. Sie ist von dem Inneren der Leibeshöhle durch eine peritoneale Schicht flacher Zellen abgegrenzt, welche sehr zart und bei nicht sehr guter Konservierung auf Schnitten oft kaum zu erkennen ist. Den Bau des Hautmuskelschlauches erläutern Fig. 11 und 12 auf Taf. VI. Für das Verständnis der Knospungsvorgänge ist nun besonders die Längsmuskulatur von Wichtigkeit. Sie ist in vier, das ganze Tier der Länge nach durchziehenden Streifen angeordnet. Der größte von ihnen ist der Dorsalmuskel. Er umgreift (auf dem Querschnitt) nicht weniger als $^3/_5$ oder gar $^2/_3$ der ganzen Peripherie des Wurmes. An ihn schließt sich jederseits eine schmale Lücke an, in welcher die Längsmuskulatur fehlt. Hierauf folgt ein ebenfalls ganz schmaler Seitenmuskel. Ventral von diesem

ist die Muskulatur abermals durch eine etwas breitere Lücke unterbrochen, und diese beiden unteren Muskellücken begrenzen den vierten unpaaren Ventralmuskel, welcher etwa 2 — 3mal so breit ist, wie ein Seitenmuskel. Die Zwischenräume zwischen dem Dorsal- und den zwei Seitenmuskeln, und zwischen diesen und dem Ventralmuskel will ich im folgenden der Kürze wegen als „obere“ und „untere Muskellücken“ bezeichnen. (Taf. VI, Fig. 1—3). Nur im ausgebildeten Kopfe zeigt die Längsmuskulatur ein insofern abweichendes Verhalten, als hier die Muskellücken ganz oder fast ganz fehlen.

Längs der oberen Muskellücke zieht durch die ganze Länge des Wurmes ein etwas in die Leibeshöhle hineinragender Zellenstrang, welcher von Semper als „Seitenlinie“ bezeichnet wird, und von dem dieser Forscher in durchaus irrtümlicher Weise behauptet, daß er bei Chaetogaster im Gegensatz zu Nais nicht kontinuierlich am Hautmuskelschlaueh hinziehe, sondern vielfach unterbrochen sei. Vejdovsky (18), welcher seinen meist ununterbrochenen Verlauf konstatiert, nennt ihn „Ganglienzellstrang“ und erblickt in seinen Elementen unipolare Ganglienzellen.

Das Auftreten der Knospungszone erfolgt nun bei Chaetogaster diaphanus durch die Einwanderung von Elementen des Ektoderms in die Leibeshöhle durch die beiden Muskellücken, und zwar geschieht das genau auf der Grenze zweier Segmente, also an der Stelle eines Dissepiments. v. Kennel hat für Ctenodrilus pardalis festgestellt, daß die Knospungszonen nicht an der Grenze zweier Segmente, sondern stets „unmittelbar hinter einem Dissepiment“ entstehen. Er hält es ferner für wahrscheinlich, daß bei allen Naiden die Knospungszone innerhalb eines Segments liegen müsse. Semper habe sich, meint v. Kennel (7), über diese Frage gar nicht ausgesprochen. Er citiert nur eine Aeußerung Semper's, daß der „Keimstreifen“ aus den Epidermiszellen „zweier benachbarten Segmente“ hervorgegangen sei. Endlich führt v. Kennel als Argument für seine Ansicht an, daß die Lage des Segmentalorganes, welches in einem Segment beginne und im folgenden münde, bei fortschreitender Entwickelung der Knospungszone also zerrissen werden würde, wenn letztere zwischen zwei Segmenten aufträte, es nötig mache, daß die Knospung innerhalb eines Segments erfolgt. Demgegenüber muß ich konstatieren, daß schon Semper ausdrücklich erwähnt, die Knospung träte bei Chaetogaster zwischen zwei Segmenten ein. Ich citiere seine Worte: „Wenn ein Zooid mehr als 5 — 6 Segmente aus dem Afterkeimstreifen

entwickelt hat, so tritt zwischen zwei völlig oder doch nahezu ausgebildeten Segmenten eine dies Zooid teilende Knospungszone auf" (17). Auch die das Segmentalorgan betreffende physiologische Begründung der v. Kennel'schen Ansicht trifft für Chaetogaster nicht zu. Denn bei diesem Wurm wird das Dissepiment keineswegs von dem Segmentalorgan durchbohrt, sondern letzteres liegt von seinem Beginn bis zu seiner Mündung innerhalb des Zwischenraumes zwischen zwei Dissepimenten, und ist sein an Stelle eines Wimpertrichters vorhandener drüsiger Anfangsteil nur durch einen Strang an einem Dissepiment befestigt. Auch Graf Zeppelin erwähnt (23), v. Kennel's Resultate an Ctenodrilus pardalis referierend, daß die Knospungszonen „bei den Naiden und anderen ähnlich sich vermehrenden Würmern innerhalb der Segmente lägen". Diese Annahme trifft also, wie schon Semper gezeigt hat, für Chaetogaster nicht zu. Uebrigens macht Semper in seiner mehrfach citierten Arbeit auch in Bezug auf Nais proboscidea und Nais barbata die kurze Bemerkung, daß die Knospung „zwischen zwei alten Segmenten" einträte, und erwähnt auch Vejdovsky (18) für Aeolosoma, daß die Einschnürung, welche den Trennungspunkt bezeichnet, sich zwischen zwei Segmenten bilde.

Diese Lage der Knospungszone zwischen zwei Segmenten veranschaulicht die Abbildung Taf. VI, Fig. 14. Sie giebt den sagittalen Längsschnitt durch eine noch ziemlich junge Knospungszone wieder. Hier hat sich das Dissepiment in zwei Blätter gespalten, von denen eins die Leibeshöhle des Vordertieres, das andere die des hinteren Zooids begrenzt. Dasselbe Bild habe ich auf allen Längsschnitten erhalten, und auch am lebenden Wurm, der ja außerordentlich durchsichtig ist, läßt sich dieses Verhalten leicht erkennen. An der ventralen Seite trennen die beiden Blätter des Dissepiments die Zellenwucherungen der Kopfzone von der der Rumpfzone. Diese Spaltung des Dissepiments in zwei Blätter tritt jedoch nicht schon bei der ersten Anlage der Knospungszone ein, welche ja zunächst noch nicht in Rumpf- und Kopfzone differenziert ist, sondern erst auf einem etwas späteren Stadium.

Wie schon erwähnt, bestehen also die ersten Anfänge der Knospung darin, daß Zellen des Ektoderms in das Innere der Leibeshöhle eintreten, und zwar hauptsächlich in der unteren Muskellücke. Das Epidermisepithel zeigt in der Knospungszone eine unbedeutende Verdickung und Zellenvermehrung. Seine Basalmembran ist durchbrochen, wenngleich nicht in der ganzen Breite der Muskellücke, und durch diese Oeffnung treten die

Zellen des Ektoderms hindurch. Dasselbe sieht man in der oberen Muskellücke erfolgen, jedoch in viel unbedeutenderem Maße, als in der unteren. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen beginnen die Zellen desjenigen Ganglienknotens des Bauchmarks, welches an die Knospungszone anstößt, sich stark zu vermehren. Sie bilden eine Zellenmasse, welche sich mit den aus den beiden Muskellücken eintretenden Ektodermelementen zu einem Zellenstrang vereinigt. Es zeigt daher ein Querschnitt durch dieses erste Stadium der Knospung einen annähernd halbmondförmigen Gewebestrang, in dessen Mitte das Bauchmark liegt, welches jederseits durch einen aufsteigenden Schenkel des genannten Stranges mit der unteren und oberen Muskellücke in Verbindung tritt (Taf. VI, Fig. 1). Während der Eintritt der Ektodermelemente durch die untere Muskellücke und der hier erfolgte Durchbruch der Basalmembran leicht zu erkennen sind, hat es mir viel Mühe verursacht, ihn auch in der oberen aufzufinden, denn obgleich der genannte Gewebestrang stets die obere Muskellücke erreicht, hier deutlich an die Epidermis herantritt und so schon den Eindruck erweckt, daß er von dort her einen Teil seiner Bestandteile erhalten habe, so ist es doch in vielen Querschnitten nicht möglich, eine Unterbrechung der ektodermalen Basalmembran in der oberen Muskellücke zu erkennen. Diese Unterbrechung ist nämlich so unbedeutend, daß sie oft innerhalb eines nur 10 μ dicken Schnittes liegt, durch die stark gefärbten Zellkerne verdeckt wird, und entweder gar nicht oder nur bei einer bestimmten Einstellung des Mikroskops sichtbar wird. Selbstverständlich ist auch der Kontraktionszustand des Tieres für das Sichtbarwerden der Unterbrechung von Bedeutung. Bei starker Kontraktion in der Längsachse muß eben ein ganz kleiner Schlitz in der Basalmembran bis zu gänzlicher Unsichtbarkeit zusammengepreßt werden. Und selbst die beste Konservierung hat stets eine Zusammenziehung in der Längsrichtung gegenüber dem normalen Kontraktionszustande des lebenden Tieres zur Folge. Indessen ist es mir doch bei einigen Präparaten gelungen, die Basalmembran in der oberen Muskellücke durchbrochen zu sehen, meist nur an einer kleinen Stelle. Die Beteiligung der von hier ausgehenden Ektodermeinwucherung an dem Zellenstrang der jungen Knospungszone ist jedenfalls im Vergleich zu der Wucherung in der unteren Muskellücke und der Bauchmarkganglien eine unbedeutende und wahrscheinlich zunächst auf dieses Stadium beschränkt. Denn während der nun folgenden Anlage der Schlundkommissuren und oberen

Schlundganglien fand ich die ektodermale Basalmembran in der oberen Muskellücke nie deutlich geöffnet. Erst später erfolgt von hier aus wieder die Lieferung von Material znr endlichen Ausbildung der genannten nervösen Organe.

Unmittelbar nach seiner Entstehung erscheint der erwähnte halbmondförmige Zellenstrang noch ziemlich dünn und schwach; bald jedoch verstärkt er sich durch Vermehrung seiner Elemente und fortgesetzte Einwanderung neuer vom Ektoderm her. Seine weitere Entwickelung ist am besten an der Hand der Abbildungen Taf. VI, Fig. 2—9 zu verfolgen. Seine beiden Enden wachsen zunächst längs des Hautmuskelschlauchs hinauf nach dem Rücken zu und bilden die Anlagen der Schlundkommissuren (Taf. VI, Fig. 3 *c*). Gleichzeitig wachsen von dem der Peripherie anliegenden Gewebestrang in radialer Richtung zwei Zellenstränge an den Darm heran und treten mit dem peritonealen Ueberzug desselben in Verbindung. In gleicher Weise tritt in der etwas älteren Knospungszone noch ein zweites Paar radialer Zellenstränge an den Darm heran. Diese haben offenbar nicht nur den Zweck, die jungen, frei in die Leibeshöhle hineinragenden Schlundkommissuren zu stützen und zu fixieren, sondern auch das Material für die mesodermalen Bildungen in der Umgebung des Darmes, das viscerale Peritonealblatt, die Darmmuskulatur und die später so mächtig entwickelte Kopfmuskulatur zu liefern. Bei der weiteren Entwickelung schwinden diese Zellenstränge wieder. Auf diesem Stadium erscheint schon die Knospungszone, insofern bereits die nur dem Kopf des Hintertieres zugehörigen Schlundkommissuren angelegt sind, und auch auf der Ventralseite in der Epidermis eine ganz leichte Einschnürung auftritt, in Rumpfzone und Kopfzone gesondert. Ich werde zunächst nur die Vorgänge in der letzteren ins Auge fassen.

Die freien, dem Rücken zugewendeten Enden des peripheren Gewebestranges, welche ich als Anlagen der Schlundkommissuren bezeichnet habe, verdicken sich nun spindelförmig, während sie noch dem Hautmuskelschlauch anliegen. In diesen Verdickungen, deren Zellkerne eine intensivere Färbung zeigen, sind die Anlagen der oberen Schlundganglien zu erblicken (Taf. VI, Fig. 4 *og*). Die Entstehung dieser Anlagen scheint in keinem festen Verhältnis zur Längenentwickelung der jungen Schlundkommissuren zu stehen; bald bilden letztere schon, während sie noch ganz jung sind, am freien Ende die erwähnten Verdickungen, bald erst, wenn sie schon hoch hinauf gewachsen sind. Auf diesem Stadium sind die jungen oberen Schlundganglien auch am lebenden Tier, noch besser natür-

lich in der Totalansicht des konservierten und gefärbten Wurmes als undurchsichtige, resp. stark gefärbte Flecke unter dem Hautmuskelschlauch zu erkennen.

Sobald die Anlagen der oberen Schlundganglien über die dorsale Wand des Darmes hinaufgewachsen sind, verlassen sie ihre Lage an der Innenseite des Hautmuskelschlauchs und neigen sich einander zu, indem die jungen Schlundkommissuren sich einwärts krümmen. Auf dem Querschnitt zeigen sie nun die Form eines Dreiecks, dessen Basis dem Darm, dessen Scheitel der Peripherie zugekehrt ist. Die nach innen gewandten Spitzen dieser zwei Dreiecke verlängern sich nun und vereinigen sich über dem dorsalen Blutgefäß, indem die oberen Schlundganglien noch näher aneinander rücken, zur Querkommissur derselben, welche auch sogleich eine faserige Struktur gewinnt (Taf. VI, Fig. 5, 6). Die Faserbildung zeigt sich nun auch schon an der unteren Seite der oberen Schlundganglien. Die Anlagen der Schlundkommissuren, welche bisher scheinbar aus ganz indifferenten, schwachen Zellensträngen bestanden, zeigen auf diesem Stadium erst Spuren unbedeutender Faserbildung.

Sie bedürfen hierzu, wie es scheint, erneuter Materialzufuhr. Diese erfolgt abermals vom Ektoderm aus. Von der dem Seitenmuskel anliegenden Partie desselben geht nämlich nun eine neue Zellenwucherung aus, welche in der oberen Muskellücke in nun deutlich sichtbarer Weise die Basalmembran der Epidermis durchbricht und mit der jungen Schlundkommissur in Verbindung tritt. Aber auch nach der ventralen Seite, in die untere Muskellücke greift die Zellenwucherung über (Taf. VI, Fig. 7), während die hier eingewanderten Zellenmassen mit den vom Bauchmark ausgehenden zusammenfließen. Man sieht jetzt also die junge Schlundkommissur, welche bisher gewissermaßen nur in der unteren Muskellücke, resp. deren zelliger Verbindung mit dem Bauchmark zu wurzeln schien, da ihr Zusammenhang mit dem Ektoderm der oberen Muskellücke seit der ersten Anlage der Knospungszone nicht mehr zu erkennen war, nunmehr in offener Verbindung mit beiden Muskellücken und dem Bauchmark. Von letzterem und der Zellenwucherung der unteren Muskellücke geht eine einheitliche Zellenmasse aus, welche den Seitenmuskel auf der Innen- und Außenseite (hier mit dem Ektoderm in Zusammenhang) umgreift und in die junge Schlundkommissur übergeht, die nun auch immer stärker gefasert erscheint. Ihre innerhalb des Seitenmuskels gelegene Verbindung mit dem Bauchmark, welche noch der ersten Anlage entstammt, schwindet,

während außerhalb des Seitenmuskels der Faserstrang der Kommissur in das Bauchmark übergeht (Taf. VI, Fig. 13). Indem die Kommissur offenbar die Tendenz zeigt, aus dem geknickten Verlauf, zu dem sie dadurch genötigt war, daß sie den Seitenmuskel außerhalb umgriff, in eine rundere Form überzugehen, also sich zu verkürzen, drängt sie den Seitenmuskel nach innen, welcher nun an dieser Stelle ganz degeneriert und zerfällt, und die beiden Muskellücken jeder Seite vereinigen sich. Diese Verhältnisse sind in den Fig. 8 und 9 der Taf. VI wiedergegeben.

Während dieser Vorgänge erfährt auch noch das obere Schlundganglion einen Nachschub von Material. Eine Anzahl von Zellen, welche aus dem Ektoderm der oberen Muskellücke hervorgehen, rückt, zu einer Gruppe vereinigt, längs der Schlundkommissur in die Höhe und vereinigt sich mit dem nach außen gewandten Ende des oberen Schlundganglions. Man sieht daher stets an der fast ganz ausgebildeten Schlundkommissur in größerer oder geringerer Entfernung vom oberen Schlundganglion einen ebenfalls dreieckigen Zellenhaufen sitzen. Nachdem dieser sich mit jenem vereinigt hat, zeigt das nunmehr fertig ausgebildete obere Schlundganglion im Querschnitt eine annähernd birnenförmige Gestalt. Die dickeren Enden sind einander zugewandt, die dünneren, welche aus dem nachgeschobenen Material bestehen, gehen in die Schlundkommissuren über. Letztere vereinigen sich, längs der Unterseite der oberen Schlundganglien hinziehend, in der Querkommissur zu einem geschlossenen Ring (Taf. VI, Fig. 9, Taf. VII, Fig. 37, 38).

Im Kopfe des ausgewachsenen Chaetogaster diaphanus liegt ein kleines Stück hinter den oberen Schlundganglien auf der dorsalen Wand des Pharynx ein zweites Paar ebenfalls sehr großer, rundlicher Ganglienknoten, die „Schlundganglien". Sie entstehen bei der Regeneration ganz unabhängig von den ersteren, und zwar verhältnismäßig spät. Etwa auf dem Stadium, wo die junge Pharynxanlage schon in der Form einer mächtigen Verdickung der ventralen Darmwand gebildet ist, sieht man zwischen den den Darm bekleidenden Zellen und in Bildung begriffenen Muskelfasern, die radial von dem Darm ausstrahlen, zwei runde, scharf konturierte Zellengruppen erscheinen, die der Basalmembran des Darmepithels dicht anliegen. Sie entstehen etwa auf halber Höhe des Darmquerschnittes, oder sogar noch etwas tiefer, und wandern später hinauf (Taf. VII, Fig. 20). Beim ausgewachsenen Tier liegen sie, wie gesagt, auf der Dorsalseite des Pharynx. Sie bilden sich wahrscheinlich aus den von der jungen Anlage der Schlundkom-

missuren her zu dem Darm hinübertretenden Elementen; jedoch geschieht dieses erst unmittelbar an der Darmwand. Das sind die „Schlundganglien“, die ich namentlich deshalb hier ausdrücklich angeführt habe, weil Semper sie, wie aus einer seiner Zeichnungen hervorgeht, mit den „oberen Schlundganglien“ verwechselt hat.

Ich verlasse jetzt die Kopfzone, indem ich mich zur Beschreibung der Regeneration des Bauchmarks wende. Dieselbe geht ebenfalls vom Ektoderm unter Beteiligung des Bauchmarks selbst aus und erfolgt sowohl in der Rumpfzone, als am freien Afterende in ganz gleicher Weise. Neben dem After, etwas unterhalb desselben, treten aus dem Ektoderm zwei paarige Zellenwucherungen in die Leibeshöhle ein und vereinigen sich mit dem letzten Bauchmarkganglion. Ebenso fließen die aus der unteren Muskellücke in der Knospenzone hervorgehenden Zellenmassen dort mit den Bauchmarkganglien zusammen. Die ektodermale Basalmembran der unteren Muskellücke ist in der Rumpfzone meist in ganzer Breite durchbrochen, und die hineinquellenden Zellen bilden mit den Bauchmarkganglien eine einheitliche Masse, welche auf vorgerückteren Stadien auch längs des Hautmuskelschlauchs ziemlich weit hinaufrückt. Im Afterende erfüllt die Zellenwucherung oft die ganze Leibeshöhle. Hier wie in der Rumpfzone sind die letzten Bauchmarkganglien ebenfalls in starker Wucherung begriffen, weder gegeneinander abgesetzt, noch irgend wie von der ektodermalen Einwucherung abzugrenzen. Von dieser einheitlichen Zellenmasse schnüren sich dann nach vorn zu die einzelnen Knoten des Bauchmarks ab. Die hinteren sind noch kaum als solche zu erkennen, resp. durch Einschnürungen abgesetzt. Je weiter nach vorn, um so schärfer werden ihre Umrisse, und um so größer die Zwischenräume zwischen ihnen, bis sie endlich die Form und Größe normaler, ausgebildeter Ganglienknoten erreichen. Die Fig. 15, 16, 17 und 21 der Taf. VII sollen das veranschaulichen, und verweise ich inbetreff der Einzelheiten auf die Figurenerklärung. Von der oberen Muskellücke aus scheint in der Rumpfzone keine ektodermale Zelleinwanderung stattzufinden. Wenigstens konnte ich die Basalmembran hier nie durchbrochen finden (Taf. VII, Fig. 18).

Der Faserstrang des Bauchmarks wird im Afterende nach hinten zu dünner, ist aber in der zusammengeflossenen Zellenmasse noch bis unter den After zu verfolgen. Aus der Rumpfzone tritt er zunächst noch in unverminderter Stärke in die Kopfzone hinüber. Erst wenn die die beiden Zooide trennende Einschnürung stärker wird, was stets an der ventralen Seite in viel höherem

Maße der Fall ist, als dorsal, wird er an dieser Stelle etwas dünner, teilweise vielleicht infolge von Dehnung durch das Wachstum der Zooide. In welcher Weise die Regeneration der Nervenfasern hier erfolgt, habe ich nicht verfolgen können; jedenfalls müssen die Fasern ja aus Umwandlung der dem Strang anliegenden Zellen hervorgehen, und kann der Behauptung, welche Semper für Nais aufstellt, wonach sich der Faserstrang des Bauchmarks in der Knospungszone nur durch Dehnung verlängern soll, unmöglich beigepflichtet werden.

Das Bauchmark der Knospungszone bleibt bis kurz vor der Trennung beider Zooide voneinander erhalten und wohl auch funktionsfähig. Seine Durchtrennung erfolgt durch ein immer weiter fortschreitendes Einschneiden der ventralen Einschnürung. Wenn diese den Darm erreicht hat, hängen die Zooide nur noch durch letzteren und die dorsale Partie des Hautmuskelschlauchs zusammen. Das zwischen der Trennungsstelle und den jungen Schlundkommissuren des Hintertieres gelegene Stück des Bauchmarks zerfällt. Es durchzieht infolge der eigentümlichen Mundbildung, wie weiter unten beschrieben werden wird, noch eine Zeit lang samt den Resten des Bauchmuskels und ventralen Ektoderms das Lumen des neugebildeten Pharynx (Taf, VII, Fig. 19 und 34) und schwindet schließlich ganz.

Ich kann den Abschnitt über die Regeneration des Centralnervensystems nicht abschließen, ohne gewisser Elemente des Ektoderms Erwähnung zu thun, deren Vorhandensein ich oben schon kurz andeutete. Auf fast allen Querschnitten sieht man nämlich an der Basis des ektodermalen Epithels zwischen oder unter den sehr gleichartigen, blaß gefärbten, mit runden Kernen versehenen Epithelzellen andere Zellen liegen, die einen ganz abweichenden Charakter zeigen. Sie sind auf Schnitten von sehr verschiedener Größe und Form; die meisten liegen ziemlich flach der Basalmembran an, andere ragen höckerartig, noch andere mit einer Spitze oder Zacke zwischen die Epithelzellen hinein. Stets sind sie viel dunkler gefärbt als letztere, und ist ihr Kern undeutlich konturiert. Sie liegen auf Querschnitten durch eine Knospungszone im ganzen Umkreis des Hautmuskelschlauches, sind jedoch auf dem Rücken weniger, und unter dem Ventralmuskel noch spärlicher vorhanden. Auf Schnitten, welche nicht durch eine Knospungszone gehen, sind sie entschieden weniger vorhanden oder auch gar nicht erkennbar. Bei weitem am reichlichsten trifft man sie in dem den beiden Muskellücken und dem Seitenmuskel

anliegenden Ektoderm. In Knospungszonen sieht man sie hier zu einer Schicht aneinander gefügt, zuweilen zu mehreren übereinander liegend, offenbar in Vermehrung begriffen und an der Einwanderung der ektodermalen Elemente in die Leibeshöhle lebhaft beteiligt. In den eingewucherten Zellenmassen lassen sie sich freilich nicht deutlich mehr von den anderen Elementen unterscheiden. Nur so viel kann ich sagen, daß auf manchen meiner Querschnitte die Wucherungen in der Leibeshöhle ganz deutliche Unterschiede in der Größe, Form und Intensität der Kernfärbung ihrer Zellen erkennen lassen. Insofern ist also Semper's Satz (17): „vielmehr scheinen innerhalb der jungen Knospungszone alle zwischen Darm und Epidermis liegende Bildungszellen gleichartiger Natur zu sein“ nicht richtig. Auf einigen in stärkerer Vergrößerung gezeichneten Abbildungen habe ich jene subepithelialen Zellen wiederzugeben versucht, z. B. in Taf. VI, Fig. 7, 8, 11, 12, Taf. VII, Fig. 18. — Um sie auch in der Flächenansicht zu sehen, habe ich zwei mir von Herrn Professor R. Hertwig freundlichst zur Verfügung gestellte Präparate des aufgespaltenen und flächenhaft ausgebreiteten Hautmuskelschlauchs von Chaetogaster untersucht und selbst tangentiale Schnitte durch den Hautmuskelschlauch von Chaetogaster gemacht, die teils zu diesem Zweck flach gepreßt wurden. Auf diesen Präparaten zeigen sich nun zwischen dem Epithel und der Muskulatur große Zellen von unregelmäßigem Umriß, die in mehrere Ausläufer ausgehen und ganz das Aussehen multipolarer Ganglienzellen haben. Oft sieht man einige von ihnen durch Fasern verbunden. Von anderen gehen Fasern aus, die sich eine Strecke weit verfolgen lassen (Taf. VI, Fig. 10).

Es liegt die Vermutung nahe, daß wir es hier mit einem ektodermalen Nervenplexus zu thun haben, wie ihn O. Hertwig für Sagitten, Schauinsland für Priapuliden und O. und R. Hertwig für Medusen, Actinien, auch R. Hertwig für Ctenophoren (3, 4, 5, 6, 15) nachgewiesen haben. Ich muß jedoch ausdrücklich hervorheben, daß ich bei dieser Arbeit auf das genauere Studium der erwähnten Elemente habe verzichten müssen. Ich hoffe in Zukunft noch einmal darauf zurückzukommen und kann daher dieses Mal nur die Vermutung aussprechen, daß hier ein ektodermaler Nervenplexus mit zahlreichen großen Ganglienzellen vorliegt, welche wahrscheinlich eine wichtige Rolle bei der Regeneration des Centralnervensystems spielen.

Da ich bei der vorliegenden Arbeit zu ganz anderen Resul-

taten gelangt bin, als Semper, der dieselben Untersuchungen gemacht hat (17), so muß ich noch mit einigen Worten darauf eingehen, in welcher Weise Semper die Regeneration der oberen Schlundganglien und Schlundkommissuren schildert. Nach seiner Darstellung wachsen vom Bauchmark zwei Zellenstränge dem Rücken zu und bilden die Schlundkommissuren. Gleichzeitig wachse von der „Seitenlinie“, also von der hier als obere Muskellücke bezeichneten Stelle ein ektodermaler Zellenstrang in die Leibeshöhle hinein und bis zum Darm vor, an dessen dorsaler Wand sich das Ende dieses letzteren Zellenstranges mit dem Ende der Schlundkommissur vereinige und sich verdicke.

Diese Verdickung bilde das obere Schlundganglion, das „dorsale Schlundganglion“ nach Semper's Ausdrucksweise. Diese Schilderung illustriert er durch die in Taf. XII, Fig. 9 seiner Arbeit beigegebene Abbildung eines Querschnittes, auf welche er wiederholt hinweist. Demgegenüber muß ich behaupten, daß von der „Seitenlinie“ kein besonderer Strang unabhängig von dem aus der unteren Muskellücke und vom Bauchmark ausgehenden auswächst. Richtig ist nur das Auswachsen zweier Zellenstränge vom Bauchmark aus, welches mit dem Ektoderm der Muskellücken zusammen eine wuchernde Zellenmasse bildet. Und was die oben angeführte Abbildung anbetrifft, so bin ich sicher, daß sie vollkommen falsch ist. Die als „dorsale Schlundganglien“ bezeichneten runden, der Darmwand dicht ansitzenden Zellenkomplexe, welche er dort abbildet, sind wohl jedenfalls die hinter den oberen Schlundganglien liegenden Pharynxganglien. Als solche erkennt man sie sofort, wenn man diese Querschnittsbilder häufiger gesehen hat. Die oberen Schlundganglien haben weder diese runde Form, noch liegen sie jemals dicht, wie angeschmiegt der dorsalen oder, wie das bei dem einen der in jener Abbildung gezeichneten der Fall ist, gar der seitlichen Darmwand an, während die Schlundganglien durchaus dieses Verhalten zeigen. Aber weder die Schlundganglien noch die oberen Schlundganglien kommunizieren jemals durch einen jederseits doppelten Zellenstrang mit dem Bauchmark, resp. dem Ektoderm der oberen Muskellücken.

II. Die Regeneration des Darmes.

Ich beginne mit der Beschreibung der Anlage des Vorderdarmes. Sie tritt viel später ein, als die der Schlundkommissuren und oberen Schlundganglien. Erst wenn die ersteren schon eine

ziemliche Länge erreicht und sich an den Enden zur Anlage der oberen Schlundganglien umgebildet haben, erscheint in der ventralen Darmwand eine Verdickung. Der Darm hat zuinnerst ein Epithel aus einer Schicht sehr großer, sich schwach färbender Zellen. Dieses Epithel wird nach außen von einer meist deutlich sichtbaren Basalmembran begrenzt. An ihr finden sich unter und zwischen den Epithelzellen kleinere, sich etwas stärker färbende Zellen und zwar im ganzen Umkreise des Darmquerschnittes. Bald findet man sie reichlicher, bald spärlicher; auf manchen Querschnitten scheinen sie ganz zu fehlen. Auf einigen in stärkerer Vergrößerung abgebildeten Schnitten habe ich sie wiederzugeben versucht. Namentlich verweise ich auf die mit dem Prisma möglichst sorgfältig gezeichnete Fig. 31, Taf. VII; cf. auch Taf. VII, Fig. 22, 26, 27 und die jene Elemente im Enddarm darstellende Fig. 17. Auch Semper (17) und Vejdovsky (18) thun ihrer Erwähnung. Diese kleinen Zellen sieht man sich nun in der Kopfzone vermehren, besonders an zwei Punkten, welche die ventrale Strecke des Darmquerschnittes begrenzen (Taf. VII, Fig. 22). Von diesen beiden Punkten schreitet die Zellenvermehrung nach der Sagittalebene zu fort und bildet alsbald an der ventralen Darmwand einen mächtigen Haufen kleiner, dunkler, nicht deutlich voneinander abgegrenzter Zellen. Das Darmepithel selbst beteiligt sich an diesem Vorgang gar nicht. Der erwähnte Zellenhaufen an der ventralen Darmwand ist die entodermale Pharynxanlage (Taf. VII, Fig. 23, 24).

Diese erhält nun ein Lumen, und zwar sieht man zunächst einen vertikalen Schlitz in ihr entstehen, welcher weder nach dem Darm zu, noch ventralwärts nach außen durchbricht, und von dem die länglichen Kerne der Pharynxanlage nach allen Seiten divergierend ausstrahlen. Dieser Umstand veranlaßte Semper zu der Annahme, daß das Pharynxlumen sich durch „Auseinanderweichen der Zellen“ bilde.

Im Gegensatz zu dieser Ansicht bin ich vielmehr zu der Ueberzeugung gelangt, daß der neue Schlund als eine Aussackung der ventralen Darmwand aufzufassen ist, und zwar auch da, wo sein Lumen nicht von Anfang an mit dem Inneren des Darmes kommuniziert. Das Lumen des jungen Pharynx bleibt eben zunächst durch Zusammenpressen der Seitenwände fest verschlossen. Ich werde durch folgende Umstände zu dieser Annahme bewogen: Erstens kommt es doch, wenn auch ausnahmsweise, vor, daß man einen vom ventralen Rand des Darmlumens senkrecht nach unten

in die Schlundanlage hineinführenden Schlitz findet (Taf. VII, Fig. 26). Hier ist eben der Verschluß des Pharynxlumens gegen den Darm unterblieben. Zweitens sieht man in dem ventralen Rande des Darmlumens meist genau in der Verlängerung des erwähnten Schlitzes eine Kerbe zwischen zwei Epithelzellen, die zuweilen noch fast bis zum oberen Ende des Schlitzes reicht und die Stelle der Abschnürung des letzteren bezeichnet. Am besten wird jedoch die behauptete Darmausstülpung durch die genaue Betrachtung der das Darm- und das Pharynxlumen umgebenden Zellen erwiesen.

Der junge Schlund, welcher nur an einer kleinen Stelle der Darmwand, nicht etwa in einer Längslinie, entsteht, wächst nämlich zunächst nach vorn und unten zu in die Länge, sehr wenig jedoch nach hinten. Man sieht also sein schlitzförmiges Lumen in einer Querschnittserie überall von einem eigenen Epithel umgeben, welches auch sein oberes Ende von dem Darmepithel trennt. Nur in der Nähe des hinteren Endes der Schlundanlage finden sich regelmäßig einige wenige, aufeinander folgende Schnitte, in denen der Schlitz bis an das Darmepithel heranreicht. Es ist das die Stelle der Aussackung. Am besten werden diese Verhältnisse wohl von Fig. 30 der Taf. VII illustriert, welche einen sagittalen Längsschnitt durch eine junge Pharynxanlage zeigt, und welche ich mit Hilfe des Prismas so genau, als mir das möglich war, wiedergegeben habe. In der ventralen Darmwand liegen über der sich an sie anschließenden Schlundanlage die wenigen flachen, großen Zellen des Darmepithels. Das Lumen des Pharynx ist im vorderen Teil sichtbar, im hinteren jedoch durch die sich aneinander legenden Schlundwände zum Verschwinden gebracht. Es wird jedoch auch hier durch ein einschichtiges Epithel markiert, dessen langgestreckte Kerne in regelmäßiger Anordnung die ganze Schlundanlage umgeben und gegen das Darmepithel abgrenzen. Nur an einem Punkte (in der Zeichnung mit * bezeichnet) geht das Pharynxepithel in das Darmepithel über. Das ist zweifellos der Punkt der Ausstülpung. Entstände das Pharynxlumen durch Auseinanderweichen der Zellen, so müßte auch an jenem Punkte Darmepithel und Schlundepithel von einander zu unterscheiden sein.

Das Lumen des jungen Schlundes erscheint also in der Regel gegen das Darmlumen, aus welchem es hervorgegangen ist, von vornherein abgeschlossen, was sich übrigens aus einem rein physiologischen Grunde erklären läßt: die junge Schlundanlage soll

offenbar vor der Berührung mit den den Darm passierenden Nahrungsbestandteilen durch möglichst vollkommenen Abschluß geschützt werden. Auch ist ein solcher Schutz hier besonders angezeigt, da die Nahrung des Wurmes hauptsächlich aus kleinen Crustaceen besteht, die er lebend verschlingt, und die sich oft noch im Darm lebhaft bewegen. Nachdem nun die Darmausstülpung und mit ihr das schlitzförmige Lumen der Pharynxanlage eine kleine Strecke weit nach vorn gewachsen ist, beginnt jener Schlitz sich an seinem vorderen Ende zu gabeln. Der Schnitt in Fig. 28 (Taf. VII) hat genau den Punkt der Gabelung, Fig. 29 (aus einer anderen Schnittserie) die beiden so entstandenen Aeste des Lumens weiter vorn getroffen. Die Pharynxanlage bildet so also zwei Zipfel, welche nach vorn, unten und außen gerichtet, etwas divergieren, und in dieser Richtung weiter wachsen.

Bevor ich in der Beschreibung der weiteren Ausbildung des Schlundes fortfahre, muß ich nun einer Bildung Erwähnung thun, welche etwa auf diesem Stadium der Entwickelung eintritt und nachher zur Entstehung der neuen Mundöffnung führt. Aus der an der Ventralseite die Rumpf- und Kopfzone trennenden Epidermiseinschnürung bilden sich nämlich zwei zunächst ganz unbedeutende Ektodermeinstülpungen in der Kopfzone, welche paarig zu beiden Seiten des Ventralmuskels in den unteren Muskellücken auftreten. Sie sind schräg zur Längsachse von vorn unten nach hinten und oben gerichtet. Infolgedessen bekommt man sie weder auf Quer- noch auf Längsschnitten in ihrer Längenausdehnung zu Gesicht. Fig. 9 in Taf. VI und Fig. 39 in Taf. VIII zeigen sie auf Querschnitten. In Fig. 40 der Taf. VIII ist ein solches Ektodermsäckchen in stärkerer Vergrößerung und durch einen schrägen Schnitt annähernd längs getroffen abgebildet. Diese Ektodermeinstülpungen erreichen jedoch nie eine bedeutendere Größe. Sie bleiben vielmehr ganz klein und ragen nur wenig in die Zellenmasse hinein, welche aus der unteren Muskellücke in die Leibeshöhle hineinwuchert.

In diesem Zustande werden sie von den paarigen Zipfeln der unterdessen größer und namentlich breiter gewordenen Pharynxanlage erreicht, welche gerade auf sie zuwachsen. Jene vereinigen sich mit den Ektodermeinstülpungen, ihre Lumina brechen ineinander durch, und der junge Schlund kommuniziert nun schon durch zwei paarige Oeffnungen, welche eben durch die erwähnten Ektodermsäckchen gebildet werden, mit der Außenwelt (Taf. VII, Fig. 34).

Das Stadium, auf welchem die paarigen Schenkel des Pharynx im Begriff sind, in die Ektodermeinsenkungen durchzubrechen, veranschaulichen die Fig. 43—46 in Taf. VIII. Sie stellen 4 aufeinander folgende Querschnitte einer Serie dar. In Fig. 43 ist gerade das vorderste Ende eines Schlundzipfels getroffen; im folgenden vor ihm liegenden Schnitt, Fig. 44, ist an derselben Stelle kein Lumen vorhanden. Er ist gerade zwischen dem Pharynxschenkel und der Ektodermeinsenkung hindurchgegangen. Letztere erscheint dann in den beiden folgenden Schnitten. Sie liegt nur innerhalb dieser zwei je 10 μ dicken Schnitte, woraus man auf ihre unbedeutende Größe schließen kann.

Schon vor dem Durchbruch in die Ektodermsäckchen hat auch das Pharynxlumen sich erweitert. Der unpaare Schlitz sowohl, wie seine zwei vorderen Aeste nehmen eine im Querschnitt mehr abgerundete Form an. Besonders der unpaare Teil des Schlundes wächst immer mehr in die Breite und wird schließlich im Querschnitt halbmondförmig, indem er einen Teil des über ihm liegenden Darmes seitlich umgreift. Die beginnende Erweiterung des Pharynxlumens und seiner zwei Schenkel, oder richtiger nur eines derselben, weil der andere nicht in gleicher Richtung von dem Schnitt getroffen wurde, zeigen sehr deutlich die Fig. 31 und 32 der Taf. VII. Diese geben Querschnitte wieder, die nicht ganz rechtwinklig auf die Längsachse des Wurmes, sondern annähernd in die Richtung einer der paarigen Schlundausmündungen fallen. Daher sieht man in Fig. 31 von dem einen Schlundast mehr als vom anderen, in Fig. 32 nur den Beginn des einen. Fig. 33 zeigt das bereits stark in der Transversalebene verbreiterte Schlundlumen. In Fig. 35 hat es bereits den halbmondförmigen Querschnitt erhalten. Auf noch älteren Entwickelungsstadien umgreift es sogar noch einen viel größeren Teil der Darmperipherie. Die Fig. 36—38 der Taf. VII endlich geben eine Serie von 3 aufeinander folgenden Querschnitten, welche die paarige Ausmündung des Schlundes zeigen. Der erste von ihnen (Fig. 36) zeigt nur die nebeneinander liegenden Aeste des Pharynxlumens durchschnitten. Auf den folgenden nähern sie sich dem Außenrand und münden in ihn. Diese Reihe wäre durch den in Fig. 35 abgebildeten (jedoch einer anderen Serie angehörenden) Schnitt zu ergänzen, welcher als vor dem in Fig. 36 wiedergegebenen liegend zu denken ist, da er den noch unpaaren Teil des Schlundes darstellt.

Ich habe nun zu zeigen, in welcher Weise der unpaare Mund aus den paarigen Pharynxmündungen hervorgeht. Der Mund entsteht nicht aus irgend einer neuen Anlage, sondern entwickelt sich lediglich durch Wachstumserscheinungen aus den schon vorhandenen, im Vorstehenden geschilderten Anlagen, durch „ungleichmäßiges Wachstum derselben“ sozusagen. Zunächst vergrößert sich der unpaare Pharynxabschnitt auf Kosten der anfangs noch recht langen paarigen Ausführungsgänge, indem bei seiner fortschreitenden Verbreiterung immer mehr von dem letzteren in ihn übergeht. Ferner wächst aus einer Partie des Ektodermes an der Ventralseite des Wurmes eine Falte hervor, welche sich wie eine Unterlippe über die ventrale Epidermiseinschnürung herüberlegt oder diese doch wenigstens erreicht. Sie bildet später den ventralen Rand der Mundöffnung. Im Grunde dieser Falte liegen dann die zwei ektodermalen Schlundöffnungen. Taf. VIII, Fig. 41 zeigt diese Falte im sagittalen Längsschnitt. Innerhalb dieser Falte rücken nun die paarigen Schlundöffnungen zusammen, indem ihr Außenrand bedeutend stärker wächst, als ihr Innenrand, und drängen dadurch die zwischen ihnen liegende Partie der Epidermis samt Ventralmuskel und Bauchmark in die Höhe. Gleichzeitig aber wachsen die beiden Schenkel des Schlundes, da wo sie vom unpaaren Pharynx abgehen, entsprechend dem schon oben erwähnten Breitenwachstum des letzteren immer mehr zusammen, umgreifen die in die Höhe geschobene ventrale Gewebepartie (samt Bauchmark etc.) und vereinigen sich unter ihr mit den zusammenrückenden ektodermalen Mündungen. So entsteht der unpaare Mund. Dadurch kommen das Bauchmark, der Ventralmuskel und der Rest der Epidermis der Ventralseite in das Pharynxlumen hinein zu liegen, wo sie alsbald vollkommen resorbiert werden, nachdem sie schon kurze Zeit vorher an der Trennungsstelle beider Zooide durchgerissen sind. So erklärt es sich also aus dem Wachstum des neugebildeten Kopfes, daß man auf Schnitten das auf den ersten Blick etwas frappierende Bild eines mitten im Schlunde gelegenen Gewebestranges erhält, dessen einzelne Bestandteile infolge der rapiden Resorption meist kaum oder nur undeutlich noch zu erkennen sind (Taf. VII, Fig. 19). Fig. 34 auf Taf. VII zeigt das Stadium, wo die paarigen Mündungen noch weit voneinander entfernt sind, während die Schlundschenkel schon das Bauchmark umschlossen haben. Die Fig. 51, 52 und 53, Taf. VIII, veranschaulichen das Zusammenwachsen der paarigen Oeffnungen, wodurch der Ventralmuskel und das Bauchmark in die Höhe an den alten Darm hinauf gedrängt werden.

Es ergiebt sich nun die Frage, wo in dem ausgebildeten Munde, resp. in den paarigen Ausmündungen des Pharynx die Grenze zwischen Ektodermeinstülpung und entodermalem Schlund zu suchen sei. Ein Winkel, eine Einknickung oder dergl., wodurch diese Grenze kenntlich würde, ist nicht vorhanden. Dagegen sieht man auf Längsschnitten einen histologischen Unterschied in dem den Schlund auskleidenden Epithel. Der äußere Teil desselben besteht aus hohen, gleichartigen Zellen, ist ein reines Cylinderepithel, das aber nicht weit hineinreicht und ziemlich unvermittelt in das bei weitem den größten Teil des Schlundes bekleidende Epithel unregelmäßiger, flacherer Zellen übergeht. Letzteres muß den entodermalen Schlund, das Cylinderepithel die ektodermale Mündung desselben bezeichnen (Taf. VIII, Fig. 41 und 42).

Auf diesem Entwickelungsstadium hängen die Zooide noch durch den Darm und eine dorsale Brücke des Hautmuskelschlauches zusammen. Nun aber erfolgt die Abtrennung an der Stelle der nicht sehr bedeutenden dorsalen Einschnürung der Epidermis, indem hier Hautmuskelschlauch und Darm durchreißen. Ob das infolge einer willkürlichen Konstration des Hintertieres geschieht, welches ja nun schon längst mit einem fertig entwickelten Centralnervensystem versehen ist und daher auch selbständiger Bewegungen fähig sein muß, oder ob bloß das Gewicht des nachgeschleppten hinteren Zooids den Durchriß veranlaßt, muß ich dahingestellt sein lassen. Das Ende des alten Darmes hängt dann noch eine Zeitlang aus dem Vorderende des Kopfes heraus und wird allmählich von vorn nach hinten zu resorbiert (Taf. VIII, Fig. 42).

Zur Vollendung der Regeneration des Vorderdarmes ist nun noch erforderlich, daß der neue Schlund mit dem alten Darm in Verbindung tritt. Beide sind, wie Fig. 42 zeigt, durch eine lange Epithelstrecke voneinander getrennt. Diese besteht mit Ausnahme einer kleinen Stelle, wo die Ausstülpung des Schlundes aus dem Darm erfolgte (s. o.), aus zwei Schichten, dem Epithel des Pharynx und dem des Darmes. Unmittelbar hinter dem ersteren dagegen gehen beide in der Darmwand ineinander über. Der Durchbruch wird nun dadurch vorbereitet, daß von jenem Punkt der Schlundausstülpung eine kleine Strecke weit nach vorn zu in der Mittellinie der dorsalen Schlundwand das Pharynxepithel auseinanderweicht, wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem starken Breitenwachstum, indem die Seitenränder des Schlundes den Darm zu umwachsen streben. Letzterer und der Schlund sind an dieser Stelle dann nur noch durch das Darmepithel getrennt, dessen

Elemente alsbald deutlich den beginnenden Zerfall erkennen lassen. Ihre Umrisse sind ganz unregelmäßig, ihre Zellkerne kaum noch oder gar nicht mehr zu erkennen, kurz, ich kann ihr Aussehen wohl am treffendsten als zerfetzt bezeichnen. Ich muß zur besseren Erläuterung hier auf die in Taf. VIII abgebildeten drei Querschnitte Fig. 47—49 verweisen. Sie sind einer Schnittreihe entnommen, und zwar folgen Fig. 47 und 48 unmittelbar aufeinander, während der Schnitt in Fig. 49 zwei oder drei Schnitte weiter nach hinten liegt und durch das hinterste Ende des Schlundes, unmittelbar vor seinem Uebergang in den Oesophagus geführt ist. Hier sehen wir deutlich dorsale Darmwand und Schlundwand ineinander übergehen. Fig. 48 zeigt das Auseinanderweichen des Schlundepithels, und ebenso wie Fig. 49 die Degeneration des Darmepithels, Fig. 47 endlich läßt beide Epithelien noch aufeinander liegend und intakt erscheinen. Das betr. Tier stand also unmittelbar vor dem Durchbruch des Schlundes in den Darm, und wäre dieser Durchbruch dicht vor dem Hinterende des Pharynx, da, wo auch die Ausstülpung desselben vor sich ging, erfolgt, nämlich an der von Fig. 48—49 bezeichneten Stelle. Indessen hat man hier nicht das Bild, als ob eine zeitweilig zugepreßt gewesene Oeffnung sich wieder erweitere und wieder wegsam werde, sondern die Aussackungsöffnung war vollkommen verwachsen und wird erst wieder durch den Zerfall des Darmepithels, nachdem das Pharynxepithel auseinandergewichen, geöffnet. Der Vollständigkeit halber habe ich hier noch in Fig. 54 den einer anderen Serie angehörenden Querschnitt eines noch nicht so weit entwickelten Pharynx abgebildet, weil derselbe sehr deutlich den Punkt der Schlundausstülpung, an dem das Pharynxlumen und das Darmepithel unmittelbar aneinander grenzen, zeigt. In Taf. VIII Fig. 50 sehen wir den Durchbruch erfolgt. Der neue Schlund ist nun funktionsfähig, und die Neubildung des Vorderdarmes erscheint vollendet.

Was die Regeneration des Mitteldarmes anbetrifft, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß dieselbe ebenfalls von den kleinen subepithelialen Zellen des Entoderms ausgeht, welche bei der Pharynxanlage eine so wichtige Rolle spielen. Sie sind es offenbar, die sich vermehren und dadurch neues Material zur Verlängerung des Darmepithels liefern. Denn erstens ist an den Epithelzellen selbst nichts zu bemerken, was auf eine direkte Vermehrung derselben hindeutete, und zweitens sehen wir jene kleinen Zellen nicht bloß an den Punkten, von denen die Schlundanlage ausgeht, sondern im ganzen Umkreise des Darmes liegen, sowohl

in der dorsalen Wand desselben, als an den Seiten. Es deutet also dieser Umstand, wie mir scheint, mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß sie der Regeneration des Darmes dienen. Derselben Ansicht ist auch Semper. Daß das Wachstum des Darmes eben auf Neubildung von Zellen beruht, scheint mir selbstverständlich, und kann ich der Angabe v. Kennel's, welcher den Darm des Ctenodrilus pardalis sich in der Knospungszone nur durch Dehnung verlängern läßt, nicht nur für den Chaetogaster, sondern auch für den Ctenodrilus unmöglich beipflichten. v. Kennel sagt (9) in Bezug auf Darm, Blutgefäß und Muskulatur des Ctenodrilus pardalis: „Offenbar zeigen alle diejenigen Organe, die bei der später erfolgenden Teilung zerreißen müssen, von Anfang an keine Vermehrung ihrer Elemente, sondern eine Dehnung der vorhandenen.“ Dasselbe behauptet Semper in Bezug auf die Längsnerven und den Bauchmuskel von Nais (18). Diese Annahme setzt voraus, daß die Dehnbarkeit der genannten Gewebe, resp. Organe eine ebenso unbegrenzte sein müßte, wie die Knospungsfähigkeit, resp. Vermehrungsfähigkeit der betr. Würmer. Ich brauche sie daher wohl nicht eingehend zu widerlegen.

Die Bildung des neuen Afters erfolgt auf die denkbar einfachste Weise: nachdem die dorsale Brücke zwischen beiden Zooiden durchgerissen ist, schließt sich die Wunde sofort durch den Hautmuskelschlauch, welcher sich um das abgerissene Darmende des Vordertieres fest zusammengepreßt und so ein stumpf abgerundetes Schwanzende bildet. In dieser Stellung verwächst der Hautmuskelschlauch einfach mit den Rändern des abgerissenen Darmes. Ich habe wiederholt soeben abgetrennte Vordertiere daraufhin untersucht, ob irgend eine ektodermale Einstülpung erkennbar sei, jedoch nichts derartiges gefunden. Man könnte ja glauben, daß nach der Vereinigung der Epidermis mit dem Darmende eine von ersterer ausgehende Einstülpung stattfände. In diesem Falle wären aber wohl an Längsschnitten durch den Enddarm histologische Unterschiede des ektodermalen und entodermalen Darmepithels wahrnehmbar, oder müßte man doch wenigstens das eingestülpte Ektoderm vor seiner Verwachsung vom Entoderm unterscheiden. Von alledem ist nichts zu sehen. Im Gegenteil sieht man das Ektoderm mit seinen dunkleren und regelmäßigen Zellen im Umkreise des Afters mit dem blasseren, auch durch größere Zellkerne ausgezeichneten hohen Darmepithel zusammenstoßen. Ganz besonders deutlich zeigte mir das der in Fig. 57, Taf. VIII, abgebildete sagittale Längsschnitt durch das Schwanzende

eines hinteren Zooids. Von jenem hatte sich also sein ehemaliges Hintertier schon vor längerer Zeit abgelöst, und war daher der betr. After vollkommen fertig entwickelt. Dennoch zeigte sich die Grenze zwischen entodermalem Darmepithel und ektodermaler Epidermis, namentlich dorsal vom After sehr scharf, und zwar in Form eines feinen, aber sehr deutlichen Striches. Der After entsteht also direkt aus dem Mitteldarm. Mehrfach auch veranlaßte ich eine lebende Chaetogasterkette unter dem Mikroskop durch vermehrten Deckglasdruck zur Trennung der beiden ältesten Zooide (was regelmäßig und leicht gelingt), um an dem vorderen die Afterbildung zu studieren, und kontrollierte letzteres dann häufig, in Zwischenräumen von ein paar Stunden. Jedoch nichts, was einer ektodermalen Enddarmbildung vergleichbar wäre, habe ich finden können.

Am Schlusse meiner Schilderung der Regeneration des Darmes von Chaetogaster angelangt, will ich mir erlauben, gleich wie ich das bei der Besprechung des Centralnervensystems gethan, kurz auf Semper's Darstellung dieser Vorgänge einzugehen: erstens weil ich in Bezug auf die Bildung des Kopfdarmes (und dies ist ja der Hauptgegenstand sowohl der Semper'schen, wie meiner Untersuchungen gewesen) zu in vielfacher Hinsicht anderen Ergebnissen gelangt bin, wie der genannte Forscher, und zweitens weil Semper in Bezug auf seine Resultate ausdrücklich und wiederholt betont, daß er „über diesen Punkt wirklich ganz ins Klare gekommen“ ist. Nach seiner Darstellung gehen vom Ektoderm aus schon gleich nach Anlage der Knospungszone zwei ektodermale Zellstränge, von ihm „Kiemengangwülste“ genannt, auf den Darm zu und vereinigen sich an der Unterseite desselben. Hier bildet sich nun eine mächtige Wucherung der ventralen Darmwand.

In dieser Wucherung, sowie in den paarigen „Kiemengangwülsten“ entstehen nun „durch Auseinanderweichen der Zellen“ Höhlungen, also 3 an der Zahl, welche zunächst noch nicht mit einander kommunizieren. Erst später sollen die „Kiemengänge“ und zwar gleichzeitig in das Lumen der unpaaren Schlundanlage und nach außen durchbrechen. Wie es möglich, daß Semper das Ausgehen der paarigen Schlundschenkel vom unpaaren Schlitz nicht gesehen hat, obgleich er dieses Stadium sogar abbildet (cf. Fig. 10 seiner Taf. XII), ist vollkommen unverständlich. Diese Zeichnung, von der er selbst sagt, daß sie den Beginn der Lumenbildung in den „Kiemengangwülsten“ und dem unpaaren „Zell-

wulst“ darstellt (welche Lumina ja getrennt entstehen sollen), entspricht der Fig. 28 (Taf. VII) dieser Arbeit. Nun soll noch eine vierte, unpaare, als Mundanlage bezeichnete Höhle zwischen Kopf- und Rumpfzone auftreten, und erst später nach unten und außen durch einen „rautenförmigen Spalt“ durchbrechen und sich schließlich auch mit den anderen, erstgenannten Lumina zu einem unpaaren Mund und Pharynx vereinigen. Diese Höhle und den rautenförmigen Spalt zu finden, habe ich mir umsonst die größte Mühe gegeben, obgleich man sie „sehr leicht“ sehen soll. Semper kann hier nur den Raum zwischen den beiden auseinanderweichenden Blättern des Dissepiments der Trennungsstelle (cf. Taf. VI, Fig. 14) für die Mundanlage gehalten haben!

Die paarigen Schlundkanäle nennt Semper „Kiemengänge“, eine Auffassung, welche seinem Wunsche entsprang, möglichst viele Vergleichspunkte zwischen Anneliden und Wirbeltieren zu finden. Es kann hier natürlich nicht der Ort sein, Semper's weitläufige Ausführungen und seine Ideen über „die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere“ eingehend zu behandeln. Ich muß mich vielmehr darauf beschränken, seine Auffassung als jedes Beweises entbehrend kurz zurückweisen.

Im Anschluß hieran muß ich noch auf einen anderen Forscher nämlich Vejdovsky, zu sprechen kommen, dessen Darstellung und Deutung der regenerativen Bildung des Vorderdarmes im Chaetogasterkopf mindestens ebenso unrichtig ist, wie die Semper'sche. Vejdovsky hat nämlich in dem neu angelegten Chaetogasterkopf zwei Bildungen entdeckt, beschrieben und sogar abgebildet (18, Taf. VI, Fig. 19), welche, wie ich versichern kann, daselbst nicht vorkommen. Erstens verleiht er dem regenerierten Chaetogasterkopf eine lange unpaare, zum Pharynx werdende Ektodermeinstülpung, die eben nicht existiert, und zweitens „ein Paar embryonale Exkretionsorgane“. Nachdem Vejdovsky angeführt hat, daß die Embryonen der Oligochaeten in der Kopfhöhle ein Paar embryonaler Exkretionsorgane haben, die aber bald degenerieren, fährt er fort: „Mit Recht kann man voraussetzen, daß die embryonalen Exkretionsorgane bei allen Oligochaeten in den ersten Embryonalstadien zustande kommen, indem sie auch bei den durch Knospung und Teilung sich fortpflanzenden Familien erscheinen. Ich habe sie wenigstens sowohl bei Naidomorphen und Chaetogastriden, als bei Aeolosoma gefunden“. „Bei Chaetogaster sind es lange, zu beiden Seiten des eingestülpten Pharynx und des alten Magendarmes verlaufende dünnwandige Kanälchen

die aber nicht wimpern. Mit dem mittleren und hinteren Teil begeben sie sich, wie bei Rhynchelmis, mehr an die Rückenseite, während das Vorderende sich mehr der Bauchseite nähert. Ob sie sich nach außen öffnen, konnte ich nicht ermitteln, sowie nicht die Frage entscheiden, ob sie direkt mit der Leibeshöhle kommunizieren oder nicht. Sie hören in der Region auf, wo der alte Darm in den späteren Oesophagus des neuen Tieres übergeht, und bei einzelnen Exemplaren wollte es mir scheinen, als ob das Lumen mit dem des Oesophagus zusammenhängt. Auch bei Chaetogaster verkümmern diese provisorischen Organe ganz spurlos und in derselben Weise, wie bei Rhynchelmis". Aehnliche, wenn auch etwas anders gestaltete Organe beschreibt Vejdovsky gleichzeitig von Nais elinguis und Aeolosoma. „Es ist klar genug", sagt er dann weiter, „daß ich in den in Rede stehenden Organen diejenigen Gebilde geschildert habe, welche Semper . . . als Kiemengänge deutet." Daß die von Vejdovsky als Exkretionsorgane in Anspruch genommenen Bildungen in der That nichts anderes sein können, als Semper's „Kiemengänge", halte auch ich für selbstverständlich; denn außer den paarigen Mündungen des Schlundes giebt es eben im Chaetogasterkopf keine ähnlichen Gebilde.

Aus der ganzen Darstellung Vejdovsky's geht hervor, daß er es unterlassen hat, Schnittserien anzufertigen und zu studieren. Hätte er sich dieser Mühe unterzogen, so hätte er unmöglich in solche Irrtümer verfallen können. Er hätte sich überzeugt, daß die lange ektodermale Einstülpung des Pharynx, welche er in der oben citierten Abbildung wiedergiebt, nicht vorkommt, hätte mit Leichtigkeit die ihm unbekannt gebliebenen Ausmündungen der paarigen Kanäle gefunden, und hätte gesehen, daß dieselben aus der Schlundanlage hervorgehen, eine Verbindung mit der Leibeshöhle aber nicht haben. Er hätte auch nicht diese Kanäle als „dünnwandig" bezeichnet, da sie in jüngerem Alter sogar von sehr derben Zellenmassen umhüllt werden, später zwar, wenn ihr Lumen sich vergrößert, eine dünnere Wand bekommen, jedoch immer noch von einer viel zu dicken Zellschicht umgeben bleiben, als daß der Ausdruck „dünnwandig" statthaft wäre. Vejdovsky hat vielmehr offenbar nur den ganzen Wurm im lebenden oder konservierten Zustande betrachtet, ohne, wie gesagt, seine vermeintlichen Untersuchungsergebnisse durch die Schnittmethode zu kontrollieren. Der Kopf des Wurmes ist aber im Gegensatz zu dem sehr durchsichtigen Körper infolge der dickwandigen Pharynx-

anlage und der mächtig entwickelten Muskulatur so undurchscheinend, daß man in der That sehr weniges an ihm deutlich erkennen kann. Eine eingehende Widerlegung der Vejdovsky'schen Deutung der paarigen Schlundkanäle erscheint im Hinblick auf die obige Darstellung der Pharynxbildung überflüssig. Nach Hatschek (2) finden sich dieselben übrigens während der Embryonalentwickelung nicht.

Anhangsweise will ich noch kurz referieren, was ich bei Gelegenheit dieser Arbeit über die Regeneration der anderen Organe wahrgenommen habe. Leider ist dasselbe nur sehr geringfügig, teils weil ich mich auf ein eingehendes Studium der betreffenden Fragen gar nicht eingelassen habe, teils weil die Verfolgung mancher Organbildungen bei Chaetogaster in der That sehr schwierig, wenn nicht unmöglich ist.

So ist es mir nicht gelungen, die Entstehung der Segmentalorgane bei der Regeneration zu erkennen. Die im Schwanzende, resp. der Rumpfzone befindliche, in starker Wucherung begriffene Zellenmasse ist so undurchsichtig, resp. zeigt auf Schnitten ein so einheitliches, undifferenziertes Aussehen, daß man durchaus nicht erkennen kann, zu welchen Organen ihre einzelnen Teile sich umwandeln werden.

Unmittelbar vor dieser Zellenmasse sieht man dann schon die jungen Segmentalorgane liegen. Ebenso geht es mit den Dissepimenten. Diese, wie die Segmentalorgane, die mesodermalen Bildungen an der Außenwand der Leibeshöhle und der des Darmes, und die Borstensäckchen (auf welche letztere ich noch specieller zurückkommen werde) scheinen sich alle aus der mächtigen Ektodermeinwanderung in der Rumpfzone, wie am Afterende zu entwickeln.

Ueber die Bildung der Blutgefäße, Muskulatur und Nerven habe ich keine Beobachtungen gemacht.

Die Entstehung der radialen Muskulatur des Kopfes ist übrigens leicht zu erkennen. Sie geht von dem mesodermalen Belag der Leibeshöhle und namentlich des Darmes in der Kopfzone aus. Die anfangs runden Zellen dieser Schicht verlängern sich in Fasern, welche wie ein Besatz von Haaren von der Darmwand ausstrahlen. Diese Fasern sind anfangs sehr zart und tragen in der Mitte einen oder wenige Kerne (Taf. VII, Fig. 35). Später wird in der Längsrichtung der Fasern mehr Muskelsubstanz ausgeschieden, und gehen daraus die kräftigen, gestreckt spindel-

förmigen Muskelfasern hervor, welche, in der Nähe der Mitte einen oder zwei Kerne zeigend, im Querschnitt durch einen ausgebildeten Kopf wie Speichen eines Rades vom centralen Schlund zur Peripherie hinziehen.

Daß die Epidermis in der Knospungszone ebenfalls in die Länge wächst, ist leicht an ihrer Verdickung und der Vermehrung ihrer Elemente zu sehen.

Für das Studium der Entwickelung der Borstensäckchen scheint nun der Chaetogaster diaphanus ein sehr günstiges Objekt zu sein. Die Borstensäckchen liegen bei ihm bekanntlich als ein wichtiges Gattungsmerkmal in nur zweireihiger Anordnung an der Bauchseite und bilden die Hauptfortbewegungsorgane des Wurmes.

Sie legen sich schon auf sehr frühen Entwickelungsstadien der Knospungszone an, und zwar in der Kopfzone zu nur einem Paar, während in der Rumpfzone ihrer viele, je eins für jedes Segment angelegt werden. Nachdem die ektodermale Einwucherung in der Knospungszone schon eine gewisse Mächtigkeit erlangt hat, jedoch vor der definitiven Ausbildung der Schlundkommissuren und der ersten Schlundanlage gruppieren sich in der erwähnten Zellenmasse, und zwar in der unteren Muskellücke, einige Zellen zu einer kleinen kugeligen Gruppe zusammen: die Anlage des Borstensäckchens (Taf. VII, Fig. 15*b*). Diese kugelige Gruppe grenzt sich auch alsbald von der umgebenden Zellenmasse durch einen feinen Strich ab und ist dadurch sehr ins Auge fallend. Die Anlagen rücken nun in die Höhe aus der ektodermalen Wucherung heraus; der kugelige Zellenkomplex wird oval und neigt sich dem Hautmuskelschlauche zu. Auf diesem Stadium sieht man schon einige feine, glänzende, zunächst noch ganz gerade Striche, die jungen Borsten, in ihm entstehen. Bei zunehmendem Wachstum schiebt sich das Borstensäckchen noch höher in die Leibeshöhle hinauf, wahrscheinlich von den jungen Borsten gehoben, welche, nun schon etwas gekrümmt und am Ende zweizähnig, die Epidermis erreicht haben und an ihr einen Widerstand gegen das Bestreben, in die Länge zu wachsen, finden. Endlich durchbrechen sie die Epidermis, ragen frei hinaus, und das Borstensäckchen rückt wieder an den Hautmuskelschlauch heran. In der Rumpfzone und am Afterende geht die Bildung der Borstensäckchen so schnell von statten, resp. es stehen ihre Anlagen so dicht in und über der eingewucherten Ektodermmasse, daß man auf Querschnitten oft ihrer 2 oder 3 in einem bloß

10 μ dicken Schnitt erhält. Das am meisten nach außen liegende und am höchsten hinauf gerückte ist dann stets das älteste von ihnen. In Taf. VIII, Fig. 55 sind zwei solche Anlagen getroffen, von denen die eine schon beginnt, Borsten zu entwickeln, während die andere noch nicht so weit vorgeschritten ist. In stärkerer Vergrößerung ist ein junges Borstensäckchen in Fig. 56 wiedergegeben, dessen Borsten schon mit fertig ausgebildeten zweizackigen Spitzen die Epidermis berühren, jedoch noch nicht durchbrochen haben. In diesem Schnitt waren ihrer 5 zu sehen, im ausgebildeten Borstensäckchen trifft man meist 7.

Diese Organe sind also, wie aus Vorstehendem ersichtlich, rein ektodermaler Herkunft, wie auch Vejdovsky (18) im Gegensatz zu Hatschek (2) hervorhebt. Dagegen stimmt Vejdovsky's Schilderung der Borstenbildung insofern nicht mit meinen Beobachtungen überein, als jener Forscher angiebt, daß jede Borste stets von nur einer großen an ihrer Basis im Grunde des Borstensackes liegenden Zelle ausgeschieden werde. Ich habe im Gegenteil Bülow's (1) Angabe bestätigt gefunden, daß jede Borste von mehreren Zellen produziert wird. Sieht man schon an den noch im Säckchen steckenden Borsten meist mehrere Zellkerne ihnen flach angedrückt, welche höchst wahrscheinlich zu Bildungszellen der Borsten gehören, so wird das behauptete Verhalten noch deutlicher erwiesen an den schon aus dem Säckchen herausgetretenen Borsten. Diese tragen sehr oft an ihrem frei in der Leibeshöhle liegenden Teil 2 oder 3 längliche, ihnen flach anliegende Zellen, resp. nur noch deren Kerne, wenn das Protoplasma bereits ganz aufgebraucht ist. Das können nur Zellen sein, welche die Substanz der Borsten ausscheiden. Jedoch habe ich von einem geschichteten Bau der Borsten, wie Bülow, oder von einer faserigen Struktur, wie Vejdovsky angegeben hat, trotz 1000-facher Vergrößerung und Oelimmersion nichts wahrnehmen können.

III. Rekapitulation und Vergleich der gewonnenen Resultate mit der Regeneration bei anderen Würmern.

Die thatsächlichen Ergebnisse meiner Untersuchungen an Chaetogaster diaphanus sind mithin, kurz zusammengefaßt, folgende:

Das Centralnervensystem, bestehend aus oberen Schlundganglien,

Schlundkommissuren und Bauchmark, geht aus einer ektodermalen Zellenwucherung unter Beteiligung der Ganglienzellen des alten Bauchmarks hervor. In den Zwischenräumen zwischen dem großen dorsalen Längsmuskel und dem Seitenmuskel, und in noch viel stärkerem Maße zwischen dem letzteren und dem Bauchmuskel wachsen nämlich vom Ektoderm aus Zellenwucherungen in die Leibeshöhle hinein und vereinigen sich mit den ebenfalls in starker Zellenvermehrung begriffenen Bauchmarkganglien der Knospungszone. Von dieser einheitlichen Zellenmasse wächst nun jederseits ein Strang nach dem Rücken zu und verdickt sich an seinem Ende keulenförmig zur Anlage des oberen Schlundganglions, welches auch sogleich mit dem der anderen Seite über dem Darm durch eine Kommissur in Verbindung tritt. Sind die genannten Organe auf diesem Entwickelungsstadium angelangt, so erfolgt nunmehr die ektodermale Zelleneinwucherung besonders intensiv durch die obere Muskellücke, also zwischen Dorsal- und Seitenmuskel. Von hier aus wird nun dem oberen Schlundganglion noch ein neuer Zellenkomplex hinzugefügt, und erfährt die Schlundkommissur ihre definitive Ausbildung. Das Bauchmark wächst sowohl in der Knospungszone als am freien Schwanzende, teils durch die Vermehrung seiner eigenen Zellen, teils durch die sich mit diesen vereinigenden paarigen Ektodermeinwucherungen in die Länge.

Der Schlund bildet sich durch eine entodermale Aussackung der ventralen Darmwand und wächst zu einer unpaaren Anlage mit paarigen nach vorn gerichteten Schenkeln heran, welche sich in zwei ganz geringfügige Ektodermeinsenkungen öffnen und später zum unpaaren Mund und Pharynx vereinigen. Der Vorderdarm ist also mit Ausnahme eines kleinen, die Mundöffnung enthaltenden, ektodermalen Teiles dem Entoderm zugehörig. Der Mitteldarm ergänzt sich durch Vermehrung seiner eigenen Elemente, welche in besonderen, außerhalb der eigentlichen Darmepithelzellen liegenden Zellen bestehen. Der Enddarm ist entodermal, und der After entsteht durch Verwachsung des abgerissenen Darmendes mit dem Hautmuskelschlauch.

Um die Rekapitulation meiner Untersuchungsergebnisse zu vervollständigen, erwähne ich schließlich noch die rein ektodermale Entstehung der Borstensäckchen, in welchen die Borsten von je mehreren Zellen ausgeschieden werden.

Ich will nun des Vergleiches halber zusammenstellen, was mir über die Organbildung bei der ungeschlechtlichen Vermehrung

von Würmern, speciell Oligochaeten, bekannt geworden ist. Dieses Gebiet ist bisher noch nicht sehr eingehend erforscht worden. Angaben hierüber haben gemacht: BÜLOW (1), v. KENNEL (7), RIEVEL (14), SEMPER 17), VEJDOVSKY (18), v. WAGNER (20, 21 und 22), Graf ZEPPELIN (23). Danach ist die Anlage des Centralnervensystems, soweit sie überhaupt beobachtet wurde, eine ektodermale. An Ctenodrilus monostylos hat Graf ZEPPELIN sie überhaupt nicht beobachtet; der Ctenodrilus pardalis bildet nach v. KENNEL die oberen Schlundganglien sogleich paarig in der Epidermis des Kopflappens, wo sie auch liegen bleiben. Auch bei Aeolosoma tenebrarum entsteht nach VEJDOVSKY das obere Schlundganglion aus einer „unbedeutenden dorsalen Ektodermverdickung". BÜLOW fand an Lumbriculus variegatus die Bildung des Bauchstranges aus paarigen Ektodermanlagen. SEMPER giebt für Nais an, daß das Bauchmark aus einer unpaaren centralen Ektodermanlage und paarigen seitlichen Mesodermanlagen hervorgehen soll (?); das obere Schlundganglion und die Schlundkommissuren läßt er sich auch hier, ebenso wie bei Chaetogaster, aus zwei gesonderten Anlagen, nämlich vom Ektoderm und vom Bauchmark her entwickeln. Ich kann daher annehmen, daß die zuletzt genannten Teile des Centralnervensystems sich bei den Naiden in ähnlicher Weise bilden, wie ich das für Chaetogaster beschrieben habe. Ganz abweichend ist nach v. WAGNER die Regeneration des oberen Schlundganglions der rhabdocölen Turbellarien. Hier entsteht es in seinen zelligen Teilen aus Bindegewebselementen, während die Längsnerven sich durch aus ihnen hervorwachsende Seitenäste ebenfalls an der Bildung beteiligen. Konnte auch bei der entfernten Verwandtschaft dieser Tiere mit den Anneliden eine übereinstimmende Entwickelung der regenerierten Organe nicht a priori erwartet werden, so muß dieser Befund doch um so mehr befremden, als gerade das Centralnervensystem im ganzen Tierreich mit großer Regelmäßigkeit aus dem Ektoderm seinen Ursprung nimmt.

Ueber die Bildung des Vorder- und Enddarmes werden sehr verschiedene Angaben gemacht. Bei der Bildung des Vorderdarmes ist doch wenigstens die Mundöffnung stets ektodermal. Seit v. WAGNER's letzter Mitteilung (22) ist über einen rein entodermalen Vorderdarm nichts bekannt. Nach jener soll nämlich Lumbriculus zwar zuerst einen provisorischen ganz entodermalen Pharynx und Mund bilden, darauf aber durch eine unpaare Einstülpung der Oberhaut diese Organe definitiv vom Ektoderm her anlegen. Eine

unpaare ektodermale Mundbildung hat auch Ctenodrilus monostylos (23). Das Gleiche behauptet Vejdovsky von Aeolosoma. Die Pharynxanlage soll hier in einem „blinden Sack, welcher wohl nur durch die Einstülpung des Epiblasts entstand", bestehen. Ich werde auf diese Angabe, deren Richtigkeit mir zweifelhaft erscheint, noch im folgenden Kapitel zurückzukommen haben, wo ich bei dem Vergleich der ontogenetischen mit der regenerativen Entwickelung die bei letzterer vorkommende paarige Mundanlage zu erklären versuchen werde. Die „Anlage des Schlundes" besteht bei Ctenodrilus pardalis nach v. Kennel (7) in zwei paarigen Einwucherungen des Ektoderms, die dann je einen Spalt erhalten. Ueber die weitere Ausbildung sind jeoch keine Beobachtungen gemacht. Semper läßt Pharynx und Mund bei Nais ebenso, wie bei Chaetogaster, aus drei verschiedenen Anlagen hervorgehen, einer ektodermalen Mundeinsenkung, zwei ebenfalls ektodermalen „dicken Zellwülsten", seinen „Kiemengangwülsten", die Lumina erhalten und mit dem Darm an dessen Dorsalseite in Verbindung treten, so den dorsalen Teil des Pharynx bildend. Die ventrale Partie des Darmes dagegen bilde, als dritter Teil der ganzen Anlage, den einzigen entodermalen Bestandteil derselben. Daß Semper hier vielleicht das Verhältnis des ektodermalen zum entodermalen Teil des Vorderdarmes ebenso unrichtig beurteilt hat wie bei Chaetogaster, kann ich in Ermangelung eigener Erfahrungen nur vermutungsweise andeuten. Jedoch erscheint es durch diese Schilderung Semper's sehr wahrscheinlich gemacht, daß sich auch bei Nais, ähnlich wie bei Chaetogaster, der Mund paarig anlegt. Bei den Microstomiden ist endlich nach v. Wagner (20) auch die Mund- und Pharynxbildung eine von den Anneliden ganz abweichende. v. Wagner fand nämlich: „daß abgesehen von dem der Epidermis entstammenden Mundbuchtepithel der gesamte Pharynx, sowie sein Nervenring und Drüsenapparat parenchymatischen Ursprungs sind."

Die Bildung des Afters, resp. Enddarmes ist stets unpaar, unterliegt jedoch in Bezug auf die hierzu verwandten Keimblätter großen Verschiedenheiten. Rievel (14) fand, daß sich der After bei Ophryotrocha, Lumbricus, Allolobophora und Nais durch einfaches Verwachsen des Darm- und Epidermisepithels bildet. Ich muß jedoch bemerken, daß er an künstlich geteilten Würmern experimentiert und nicht die selbständige Regeneration bei der ungeschlechtlichen Vermehrung (die ja bei einem Teil seiner Untersuchungsobjekte überhaupt nicht vorkommt) studiert hat. Ob

daher seine Resultate für die hier vorliegende Frage in Betracht kommen können, wage ich nicht zu entscheiden. Sicher kann man das nur bejahen, wenn man wie v. Kennel (8) und Lang (13) die Regenerationsfähigkeit als das primäre Moment auffaßt, welches erst die ungeschlechtliche Vermehrung ermöglicht. In dieser Hinsicht ist jedenfalls der Gegensatz zwischen der Semper'schen Schilderung der Mundanlage der knospenden Nais zu dem Befunde Rievel's an dem künstlich geteilten Wurm auffallend und bemerkenswert. Was jedoch den Enddarm anbetrifft, so dürfte er wohl bei der ungeschlechtlichen Vermehrung in der gleichen Weise angelegt werden, wie es bei der künstlichen Teilung geschieht, da auch, wie ich oben gezeigt habe, der knospende Chaetogaster und nach v. Wagner (21) Lumbriculus dieselbe rein entodermale Bildungsweise zeigen. Anders verhalten sich Ctenodrilus monostylos und Ctenodrilus pardalis. Bei diesen wird der Enddarm vom Entoderm her eingestülpt, und bildet insbesondere der letztgenannte Wurm nach den von v. Kennel (7) gegebenen Abbildungen schon vor der Trennung der Zooide sehr stark entwickelte ektodermale Proctodaeumanlagen.

In der vorstehenden Zusammenstellung meiner Untersuchungsergebnisse mit denen anderer habe ich zu zeigen versucht, wie gleichartig sich im allgemeinen bei den Anneliden die Keimblätter bei der Regeneration des Centralnervensystems verhalten, in wie verschiedener Weise dagegen die Bildung des Darmes erfolgt, sowohl in Bezug auf die Beteiligung der Keimblätter am Enddarm, als auf die paarige oder unpaare Mundanlage. Als für meine folgenden Betrachtungen wichtig hebe ich namentlich das Vorkommen entodermaler Entstehung des Enddarmes und paariger Mund- und Pharynxanlagen hervor.

IV. Vergleich mit der Oretogenie und allgemeine Bemerkungen.

Ueber das Verhältnis der ontogenetischen Organentwickelung zu der bei der ungeschlechtlichen Vermehrung stattfindenden ist bisher erst weniges bekannt geworden. Seitdem man sich gewöhnt hatte, die ursprünglich nur auf die Wirbeltiere bezügliche Keimblättertheorie auch auf alle Wirbellosen auszudehnen, hielt man es für selbstverständlich, daß die ontogenetisch aus einer bestimmten Keimschicht hervorgegangenen Organe auch bei der

ungeschlechtlichen Vermehrung aus den entsprechenden Geweben erzeugt werden müßten. Ja, es haben sogar einige Forscher die Ansicht vertreten, daß alle histologisch und physiologisch gleichwertigen Teile des Tierkörpers im ganzen Tierreich aus den gleichen Keimblättern hervorgegangen sein sollen. Diese Auffassung ist so fest eingewurzelt, daß sie sich noch bis in die neueste Zeit eine gewisse Herrschaft bewahrt hat, obgleich schon seit den letzten zwei Jahrzehnten nicht wenige Thatsachen festgestellt worden sind, welche ihr widerstreiten. Der Herrschaft der Keimblättertheorie ist es also wohl zuzuschreiben, daß sich nur selten das Bedürfnis geäußert hat, die in der Erforschung der Ontogenie gewonnenen Resultate durch Beobachtungen an knospenden Tieren zu kontrollieren und zu ergänzen. So ist es denn der neuesten Zeit vorbehalten geblieben, zu konstatieren, daß die regenerative Organentwickelung auf ganz anderer Grundlage erfolgen könne, als die embryonale; und ist es namentlich ein Verdienst Seeliger's, zu dieser Frage wertvolle Beiträge geliefert zu haben.

Die Vergleichspunkte, resp. Gegensätze zwischen ontogenetischer und regenerativer Entwickelung beziehen sich sowohl auf die äußeren Vorgänge der Anlage der Organe, z. B. auf den Ort ihrer Entstehung und ihr bald paariges, bald unpaares Auftreten, als auch auf die hierbei beteiligten Keimblätter. Ich werde dieselben für das Nervensystem und den Darm, welche Organe ja den Hauptgegenstand dieser Arbeit bilden, gesondert besprechen.

In der Trachophora und im Embryo der Oligochäten legt sich das Centralnervensystem nach den Angaben der meisten Forscher (9, 10, 11, 12, 18, 19) in zwei getrennten Teilen an: den oberen Schlundganglien und dem Bauchmark. Erst sekundär treten beide durch die von den ersteren auswachsenden Schlundkommissuren in Verbindung. Hatschek (2) dagegen behauptet eine von vornherein einheitliche Entstehung des Centralnervensystems. Eine vor dem Munde gelegene dorsale Ektodermverdickung, die Scheitelplatte, wird bekanntlich zur Grundlage der Entwickelung der oberen Schlundganglien; das Bauchmark entsteht gleichfalls als Ektodermverdickung in Form eines einfachen oder paarigen Streifens an der Ventralseite. Nach Hatschek bildet sich ventral eine der Medullarrinne der Wirbeltiere ähnliche Längsfurche.

Die oberen Schlundganglien, wie auch das Bauchmark bilden

sich nun stets in dem Teil des Ektoderms, welcher der Stelle am nächsten liegt, wo sich jene Organe im ausgebildeten Zustande befinden. Meist schnüren sie sich sodann vom Ektoderm ab und treten dadurch in die Leibeshöhle ein. Mitunter bleiben sie aber auch im Ektoderm, wo sie entstanden, liegen.

In Bezug auf die Bildung des Bauchstranges ist nun bei der Regeneration desselben eine unverkennbare Analogie zur Ontogenese vorhanden. Die Entstehung des Bauchmarks von Nais, welche Semper beschreibt (17), will ich hier ganz außer acht lassen, da ich diese Schilderung für höchst wahrscheinlich nicht ganz richtig halten muß; denn erstens stimmt sie mit meinen Erfahrungen an Chaetogaster nicht ganz überein, und zweitens hat Semper sich in Bezug auf den letztgenannten Wurm entschieden so häufig geirrt, daß ich seine abweichenden Angaben über Nais nicht ohne weiteres acceptieren kann. Dagegen haben nun Bülow (1) an Lumbriculus und ich an Chaetogaster gefunden, daß der Bauchstrang aus paarigen Ektodermanlagen an der Ventralseite gebildet wird, wobei auch die Ganglienzellen des Bauchmarks selbst bei Chaetogaster an der Wucherung teilnehmen. In dieser Hinsicht kann also Bülow mit Recht sagen: „Bei den Oligochäten sind kaudale und embryonale Keimschichten dynamisch gleichwertige Primitivorgane.“

Die oberen Schlundganglien bilden sich bei Ctenodrilus pardalis (7) als Verdickungen der Epidermis des Kopflappens, wo sie auch liegen bleiben, und auch Aeolosoma (18) bildet sie als dorsale Ektodermverdickung. Diese Vorgänge der Regeneration sind ebenfalls nichts anderes, als eine Wiederholung der embryonalen. Die dorsalen Ektodermverdickungen sind hier leicht der Scheitelplatte einer Trochophora zu vergleichen, denn sie entsprechen einer solchen nicht bloß in Bezug auf ihre Lage, sondern auch in Bezug auf ihre funktionelle Bedeutung. Bei Chaetogaster (und höchst wahrscheinlich auch Nais) dagegen erfolgt die Bildung der Schlundkommissuren und oberen Schlundganglien von der Ventralseite her, wie ich oben geschildert habe. Da diese Organe aus eingewanderten Ektodermelementen unter Beteiligung der Wucherung des ebenfalls ektodermalen Bauchmarks hervorgehen, so ist ihnen gleichfalls ektodermale Herkunft zuzusprechen. Auffallend erscheint dagegen auf den ersten Blick der Umstand, daß hier die oberen Schlundganglien nicht dorsal angelegt werden. Ich werde weiter unten hierfür eine Erklärung zu geben versuchen, im Anschluß an die Besprechung der paarigen Mundanlage.

Was die embryonale Anlage des Vorderdarmes anlangt (2, 11, 12, 18, 19), so erfolgt sie durch Einstülpung des Ektoderms. An der Invaginationsgastrula erfolgt an der Stelle des Blastoporus eine Ektodermeinsenkung, und wird der Blastoporus zum Mund. Bei der epibolischen Gastrula von Rhynchelmis dagegen tritt erst sekundär eine Verbindung zwischen dem anfangs rings geschlossenen Mitteldarm und einer den Vorderdarm bildenden Ektodermeinsackung ein. In gleicher Weise wird der Enddarm gebildet; eine Einstülpung der Epidermis bricht in den Mitteldarm durch.

Die Embryonen zeigen also in dieser Hinsicht ein durchaus gleichartiges Verhalten, welches nur in Bezug auf die Länge des eingestülpten Ektodermteils Variationen unterliegt. Auch an der Bildung des Vorderdarmes bei der ungeschlechtlichen Vermehrung ist, soweit unsere Kenntnisse reichen, bei Anneliden stets ektodermales Material beteiligt, selbst wenn der Schlund größtenteils aus Entoderm besteht, wie bei Chaetogaster, welcher doch wenigstens ein Paar ganz kleiner Epidermiseinstülpungen besitzt. Ueber den Anteil, den das Entoderm an dem Pharynx nimmt, resp. darüber, wie weit das ektodermale Stomodaeum reicht, ist mir von anderen Anneliden nichts bekannt.

Sehr in die Augen fallend ist, daß sich bei der Knospung mancher Würmer der Mund paarig anlegt. Wie schon oben erwähnt, hat dieser Umstand Forscher wie SEMPER und VEJDOVSKY veranlaßt, die paarigen Kanäle, welche sie in dem Wurmkopf fanden, in der sonderbarsten Weise zu deuten. Der eine hielt sie für Kiemengänge, der andere für Exkretionsorgane. Jene viel verkannten Gebilde sind also nichts weiter, als eine paarige Mund- und Pharynxanlage, deren paariges Auftreten ja zunächst befremden mag, das sich aber, wie ich glaube, in ganz einfacher Weise erklären läßt. Ich muß zu diesem Zweck auf die äußeren Vorgänge bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Oligochäten zurückgreifen. Es zeigen sich bei derselben insofern große Verschiedenheiten, als ein Teil dieser Würmer einfach in Stücke zerfällt und dann erst die fehlenden Organe neu anzulegen beginnt, während andere schon vor der Ablösung der Zooide voneinander viele, oder die meisten, oder wie Chaetogaster alle Organe zu regenerieren beginnen. Zu den ersteren gehören Lumbriculus und Ctenodrilus monostylos. Hier bildet sich eine unpaare Mundöffnung. Bei Nais, Chaetogaster, Ctenodrilus pardalis jedoch, welche vor der Ablösung mit der Regeneration beginnen, legt

sich der Mund paarig an, und geht wenigstens bei Chaetogaster auch der entodermale Schlund in zwei Schenkel aus. Es scheint daher hier eine gesetzmäßige Relation zwischen dem einfachen resp. paarigen Auftreten der Mundanlage und dem zeitlichen Verhältnis derselben zur Trennung der Zooide zu bestehen. Interessant und für diese Annahme bestätigend sind auch Rievel's Ergebnisse an der künstlich geteilten Nais. Wie schon oben angeführt, giebt Semper an, daß auch dieser Wurm paarige ektodermale „Kiemengänge“ bilde, ähnlich wie Chaetogaster bei der ungeschlechtlichen Vermehrung. Ich kann daher wohl annehmen, daß, ebenso wie bei letzterem, auch bei der sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehrenden Nais eine paarige Mundbildung stattfindet, wenn auch Semper's Angaben sonst in Bezug auf Einzelheiten vielleicht nicht genau sein mögen. Nun fand Rievel (14), daß die künstlich geteilte Nais den Vorderdarm in der Weise regeneriert, daß sowohl Epidermis wie Darmende sich, jedes für sich, schließen und verteilen, sodann aber der Darm gegen das Vorderende zuwächst, mit dem Körperepithel verschmilzt und hier nun der unpaare Mund durchbricht. Nais verhält sich also in diesem Falle wie ein vor der Mundanlage abgelöstes hinteres Zooid einer Wurmkette, die in ungeschlechtlicher Vermehrung begriffen ist, und in Bezug auf das einfache resp. paarige Auftreten der Mundanlage entgegengesetzt zu ihrem bei der normalen ungeschlechtlichen Vermehrung gezeigten Verhalten.

Es ist, wie mir scheint, nicht schwer, einen einfachen physiologischen Grund für die in dieser Hinsicht zu Tage tretende Regelmäßigkeit zu finden: Der unpaare Mund muß natürlich in der Medianlinie an der Ventralseite liegen; da aber hier Organe vorhanden sind, welche noch im Dienst der Wurmkette weiter funktionieren müssen, wie namentlich das Bauchmark und, wenigstens in jüngeren Stadien der Knospung, der ventrale Längsmuskel, so ist eine Anlage des Mundes hier unmöglich. Er bildet sich daher paarig zu beiden Seiten jener Organe, welche zunächst noch geschont werden müssen, und diese paarigen Anlagen rücken erst zusammen und vereinigen sich zu dem definitiven Munde, wenn eben jene Organe, speciell das Bauchmark und der Ventralmuskel durchgerissen sind und resorbiert werden. Derselbe Grund ist für die gegabelte Schlundanlage des Chaetogaster maßgebend, die mit den paarigen Ektodermeinsenkungen verschmilzt. Bei den sich ohne vorbereitende Knospung teilenden Würmern ist eben

dieses Durchreißen des Bauchmarks schon erfolgt. Der Mund kann sich daher sogleich unpaar anlegen.

Einen Widerspruch gegen diese Erklärung scheint Aeolosoma tenebrarum zu bilden. Dieser Wurm soll sich nach VEJDOVSKY (18) teilen, ohne „eine Knospungszone" gebildet zu haben. Unmittelbar darauf wird aber beschrieben, wie derselbe vor seinem Zerfall in Teilstücke eine ganze Reihe neuer Organe anlegt: ein Hirnganglion, einen Kopflappen, Blutgefäße, die „provisorischen Exkretionsorgane" und den Pharynx. Erst nachdem dieser mit dem Darm in Verbindung getreten, lösen sich die Zooide. Mir scheint das nun eine ganz ähnliche „Knospung" zu sein, wie wir sie von den Naidomorphen und Chaetogaster kennen, und sehe ich nicht ein, was VEJDOVSKY damit sagen will, daß Aeolosoma sich ohne Bildung einer Knospungszone teile. Indes, mich interessiert hier vornehmlich nur die Pharynxbildung. Von diesem Organ heißt es, daß es sich bilde als ein „blinder Sack, welcher wohl nur durch die Einstülpung des Epiblasts entstand". Schon die Unsicherheit dieser Ausdrucksweise läßt erraten, daß VEJDOVSKY in dieser Beziehung seiner Sache selbst nicht ganz sicher ist. Da er ferner auch hier wieder die „provisorischen Exkretionskanäle" findet, ohne ihre Ausmündungen sehen zu können, so liegt die Vermutung nahe, daß er hier den gleichen Irrtum begangen hat, wie bei Chaetogaster. Ich kann daher nicht umhin, diese Angaben über Aeolosoma in Zweifel zu ziehen, und glaube durch dieselben die oben versuchte Erklärung der paarigen Mund- und Pharynxanlage nicht gefährdet.

Schließlich muß ich noch erwähnen, daß auch HATSCHEK (2), indem er die Auffassung SEMPER's zurückweist, das noch intakte Bauchmark bei Chaetogaster als die Ursache der paarigen Ektodermeinwucherungen bezeichnet.

In ähnlicher Weise, nämlich aus rein physiologischen Verhältnissen, glaube ich auch die bei einigen Oligochäten von der embryonalen abweichende Bildungsweise bei der Regeneration der Schlundkommissuren und oberen Schlundganglien erklären zu können. Diese Organe legen sich ja, wie erwähnt, bei Chaetogaster und Nais nicht, wie beim Embryo, dorsal in dem Ektoderm an, sondern umwachsen von der Ventralseite her den Darm, über dem sie sich dann vereinigen, ohne daß das Ektoderm des Rückens sich irgendwie an der Bildung beteiligte. Wie bei der Mundbildung der Ventralmuskel und das Bauchmark die unpaare, der embryonalen gleiche Anlage verhinderten, so ist es hier der

mächtige Dorsalmuskel, den das Ektoderm nicht durchbrechen kann, und dessen Kontinuität auch nicht ohne Gefährdung des längeren Zusammenhanges der Wurmkette gestört werden darf. Die ektodermalen Elemente wählen sich daher ihren Weg zum Eintritt in die Leibeshöhle an den hierfür am geeignetsten erscheinenden Punkten, nämlich in den Muskellücken, welche ventral liegen. Bei Ctenodrilus pardalis, wo das obere Schlundganglion dauernd in der Epidermis liegen bleibt, entsteht es daher auch gleich dorsal an dem ihm zukommenden Ort. Es braucht eben keine anderen Organe zu durchbrechen, um in die Leibeshöhle zu gelangen.

Viel bedeutungsvoller, als die letztgenannten, sind diejenigen Abweichungen der regenerativen Entwickelung von der Ontogenie, welche sich auf die Beteiligung der Keimblätter an der Organbildung beziehen. Die sonst in Bezug auf die einfache Teilung so gleichartigen Ctenodrilus monostylos und Lumbriculus bilden, jener den After ektodermal, dieser entodermal. Chaetogaster hat einen einfach aus dem Mitteldarm hervorgegangenen After. Der Ctenodrilus pardalis dagegen bildet bedeutende Ektodermeinsackungen als Proctodaeumanlagen, zeigt also in dieser Hinsicht gleich Ctenodrilus monostylos hier dasselbe Verhalten wie in der Ontogenie. Dagegen hat das bei dem erstgenannten Wurm, wie v. Kennel (7) ausführlich dargelegt hat, die Folge, daß die hintersten Zooide einer Kette rein ektodermal in allen ihren Teilen sind. Die Zahl der Beispiele ließe sich, wenn man sie außerhalb der Gruppe der uns hier zunächst interessierenden Oligochäten sucht, leicht bedeutend vermehren: so die erwähnten Befunde v. Wagner's an Microstomiden, die Knospung der Bryozoen, welche sonst entodermale Teile aus dem Ektoderm, und die der Ascidien, welche die ontogenetisch ektodermalen Peribranchialräume und das Nervensystem aus dem Entoderm regenerieren (16).

Es ist mithin klar, daß man eine Kontinuität der Keimblätter, eine dynamische Gleichwertigkeit derselben bei der Regeneration nicht mehr aufrecht erhalten kann, wie das ja auch erst kürzlich von Seeliger (16) ausdrücklich hervorgehoben und an der Hand eines reichlichen Beweismaterials eingehend begründet worden ist. — Es erweckt vielmehr den Eindruck, als ob der Organismus bei der regenerativen Neubildung in der Wahl des hierzu erforderlichen Materials die größte Freiheit genießt und es eben daher bezieht, wo das aus physiologischen oder rein mechanischen Gründen am geeignetsten erscheint. Diese Auffassung

findet eine Stütze auch in der oben dargelegten Begründung der paarigen Mundanlagen und der auf die Ventralseite verlegten Bildungsstätte der Schlundkommissuren, resp. oberen Schlundganglien bei Nais und Chaetogaster. Die Natur läßt sich, wie es scheint, eben nicht in der Weise in ein Schema einzwängen, wie ihr das von einer streng durchgeführten Keimblättertheorie zugemutet wird.

Daher ist es auch nicht möglich, aus den bei der ungeschlechtlichen Vermehrung beobachteten Vorgängen Rückschlüsse auf die Ontogenie zu ziehen, und ist es erst recht unmöglich, irgend etwas über die phylogenetische Entwickelung aus ihnen zu entnehmen.

An die ungeschlechtliche Vermehrung der Tiere und die Regeneration knüpfen sich einige interessante Fragen, welche in der neueren Litteratur mehrfach berührt worden sind, ohne daß man sie als abgeschlossen bezeichnen könnte, so z. B. die Fragen über das Verhältnis der Regenerationsfähigkeit zur ungeschlechtlichen Vermehrung, der letzteren zur geschlechtlicheu Fortpflanzung, über die verschiedenen Arten der ungeschlechtlichen Erzeugung neuer Individuen u. a. m. Auf alle diese komplizierten Fragen kann ich hier unmöglich eingehen.

Da ich jedoch bei der vorliegenden Arbeit natürlich auf die Frage nach der Art der ungeschlechtlichen Vermehrung des hier behandelten Wurmes geführt werden mußte, so sei es mir zum Schluß gestattet, noch eine kurze Bemerkung über die begriffliche Abgrenzung der verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu machen. Dieselben werden bekanntlich meist als „Teilung“ und „Knospung“ bezeichnet und sind von verschiedenen Autoren in der verschiedensten Weise definiert worden. Ich will alle diese zum Teil sehr voneinander abweichenden Definitionen hier nicht rekapitulieren. Sie sind oft ebenso kompliziert wie ungenau und genügen in sehr vielen Fällen zur Aufstellung einer festen Grenze nicht.

Es fragt sich nun vor allen Dingen, welchen Zweck diese ganze Diskussion über die Begriffe „Teilung“ und „Knospung“ hat. Es kann sich hier entweder darum handeln, nur verschiedene Erscheinungsformen eines und desselben, wesentlich gleichartigen Vorganges zu klassifizieren und kurz zu bezeichnen, oder es können in der Teilung und Knospung ihrem Wesen nach weit voneinander abweichende Prozesse erblickt werden.

Letzteres ist noch unlängst von F. v. WAGNER (20) behauptet worden. Dieser Autor sagt: „Die innige Verwandtschaft von Teilung und Knospung ist wenigstens in dem Maße, wie sie heute so vielfach angenommen wird, eine Fiktion“. Hierfür werden zwei Gründe angeführt: erstens gäbe es keine Zwischenformen zwischen ihnen; und zweitens könne man von beiden nicht „im generellen Sinn“ reden, da sie „in den einzelnen Tierstämmen unabhängig voneinander“ entstanden seien. Letzteres Moment will ich zwar nicht in Abrede stellen, obgleich es mir nicht gerade bewiesen zu sein scheint. Ich glaube aber auch z. B., daß die Fähigkeit, Lichteindrücke zu percipieren, resp. Augen zu entwickeln, in verschiedenen Tierstämmen selbständig aufgetreten ist, und halte mich doch für berechtigt, im generellen Sinn vom „Sehen“ zu sprechen. Vorausgesetzt also, daß ein Vorgang, eine Lebensäußerung im ganzen Tierreich in analoger Weise auftritt, sehe ich nicht ein, weshalb man ihn nicht mit einem allgemein giltigen Ausdruck bezeichnen, nicht im generellen Sinn von ihm reden soll. In Bezug auf den angeblichen Mangel von Zwischenformen zwischen der Teilung, welche nach v. WAGNER auf normalem Wachstum beruht, und der Knospung, welche in einem vom normalen abweichenden „differentiellen Wachstum“ bestehen soll, muß ich bemerken, daß dieser Mangel nur scheinbar vorliegt. Ich kann ein solches Fehlen von Zwischenformen nur insofern zugeben, als es eben zwischen zwei Begriffen, die sich gegenseitig ausschließen, zwischen etwas Normalem und etwas von der Norm Abweichendem keine Uebergangsstufen giebt und geben kann.

Gegenüber v. WAGNER's Auffassung, für deren Richtigkeit er also, wie mir scheint, den Beweis nicht erbracht hat, möchte ich darauf hinweisen, daß alle die verschiedenen Formen ungeschlechtlicher Vermehrung durch Uebergänge miteinander verbunden sind und eine scharfe Grenze zwischen einer Teilung und Knospung in der äußeren Erscheinung dieser Vorgänge, möge man sie nun definieren, wie man will, überhaupt nicht existiert. Fast jede der gegebenen Definitionen paßt nur auf einen oder einige Fälle. Sobald man sie aber anwenden will, um die ganze große Menge der verschiedenen ungeschlechtlichen Vermehrungsweisen daraufhin zu prüfen, sieht man sich alsbald von ihrer Unzulänglichkeit überzeugt. In vielen Fällen entzieht sich das gegebene Kriterium überhaupt unserer Kontrolle. So geht es mit derjenigen Begriffsbestimmung der Teilung und Knospung, welche am meisten Anklang gefunden zu haben scheint: mit dem Merkmal der Individu-

alität. Diese soll nämlich bei der Teilung verloren gehen. Das eine Individuum soll sich hier in zwei ganz neue Individuen auflösen, während bei der Knospung die Individualität eines Muttertieres erhalten bleibt. Ist es nun schon an und für sich unzulässig, einen Begriff, wie den der Individualität, dessen genaue Feststellung selbst noch als ein Problem bezeichnet werden muß, zur Bestimmung anderer Begriffe zu benutzen, so muß man außerdem sich vergeblich fragen, woran es denn z. B. bei einem Infusor zu erkennen sein soll, ob eines der Teilstücke die Individualität des ursprünglichen Tieres weiterführt oder nicht.

Auch v. Wagner (20), welcher an dem Beispiel des Stentor den Unterschied zwischen Knospung und Teilung klar zu machen sucht, scheint mir gerade mit diesem Beispiel einen Beleg dafür geliefert zu haben, wie schwierig es ist, eine feste Grenze zu finden. Man lese nur seine Definition des „differentiellen Wachstums", welches eine Knospung charakterisieren soll, und man wird finden, daß sie sich gerade ebenso gut auf den Stentor anwenden läßt, welcher sich ja nach v. Wagner durch Teilung vermehrt.

Ich glaube also annehmen zn können, daß wir in den verschiedenen ungeschlechtlichen Vermehrungsweisen nur verschiedene Erscheinungsformen eines wesentlich gleichartigen Vorganges zu erblicken haben. Wenigstens erscheint es ganz ungerechtfertigt, solange wir über das eigentliche Wesen und die Ursachen der ungeschlechtlichen Vermehrung noch so wenig wissen wie heute, verschiedene, in wesentlichem Gegensatz zu einander stehende Arten derselben anzunehmen, wie es v. Wagner gethan hat.

Verzeichnis der in vorstehender Arbeit citierten Litteratur.

1) Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 59, 1883.
2) Hatschek, Studien über Entwickelungsgeschichte der Anneliden. Arb. a. d. zool. Inst. Wien, 1878.
3) O. Hertwig, Die Chätognathen. Jenaische Zeitschr., Bd. 14, 1880.
4) O. u. R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, 1878.
5) — —, Die Actinien. Jen. Zeitschr., Bd. 14, 1880.
6) R. Hertwig, Ueber den Bau der Ctenophoren. Jen. Zeitschr., Bd. 14, 1880.
7) v. Kennel, Ueber Ctenodrilus pardalis. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg, Bd. 5, 1882.
8) — Ueber Teilung und Knospung der Tiere, 1887.
9) Kleinenberg, Sul origine del sistemo nervoso centrale degli Annelidi. Mem. R. Accad. dei Lincei, Vol. 10, 1880—81.
10) — Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus, 1886.
11) Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte, 1893.
12) Kowalewsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Ac. Imp. St. Pétersbourg, 1871.
13) Lang, Ueber den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere, 1888.
14) Rievel, Ueber die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, 1896.
15) Schauinsland, Zur Anatomie der Priapuliden. Zool. Anz., Bd. 10, 1887.
16) Seeliger, Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. Verh. der Deutschen zool. Gesellsch., 1896.
17) Semper, Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg, 1876—77.
18) Vejdovsky, System und Morphologie der Oligochäten, 1884.
19) — Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen, 1888—92.
20) v. Wagner, Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma. Zool. Jahrb., Bd. 4, 1890.
21) — Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Vorläufige Mitteilung. Biol. Centralbl., Bd. 13, 1893.
22) — Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus. Zoolog. Anz., 1897.
23) Graf Zeppelin, Ueber den Bau und die Teilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 39, 1883.

Tafelerklärung.

Vorbemerkung: Da es sehr schwierig ist, die Querschnitte genau in der gewünschten Ebene zu führen, z. B. die Schlundkommissuren und oberen Schlundganglien ihrer ganzen Länge nach mit einem Schnitt zu treffen, weil diese Organe häufig auch schon in der ganz jungen Anlage unbedeutend von der Lage in einer Ebene abweichen, und auch die Einbettung des Objekts in das Paraffin nicht immer in der richtigen Stellung gelingt, so gelangt man bei der Betrachtung von Serien nur durch das Zusammenhalten einiger aufeinander folgender Schnitte zu einer richtigen Vorstellung. Ich habe daher bei mehreren, die oben genannten Organe wiedergebenden Abbildungen zwei bis drei aufeinander folgende Schnitte mit dem Prisma auf eine Zeichnung projiziert, also miteinander kombiniert, um nicht die einzelnen Schnitte alle abbilden zu müssen und so die ohnedies große Zahl der Zeichnungen über Gebühr zu vermehren. Dieses Verfahren kann man natürlich nur bei den jungen Schlundkommissuren anwenden, welche ganz oder fast ganz gerade verlaufen. Im ausgebildeten Zustande sind sie stark nach vorn gekrümmt und erstrecken sich durch so viele Querschnitte, daß das genannte Verfahren zu einem ganz falschen Bilde führen müßte. In der angegebenen Weise sind die Abbildungen 1—6 und 9 gezeichnet. Aber auch die übrigen Zeichnungen sind größtenteils mit dem Prisma entworfen. In vielen habe ich Einzelheiten, auf die es im vorliegenden Fall nicht ankam, weggelassen, wie z. B. die Blutgefäße. Im allgemeinen bin ich bemüht gewesen, die Abbildungen möglichst wenig zu schematisieren.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

a After.
b Borstensäckchen.
bm Bauchmark.
bs Basalmembran des Darm- oder Epidermisepithels.
c Schlundkommissur.
d Darm.
dd dorsale Darmwand.
dg dorsales Blutgefäß.
dl Darmlumen.
dm dorsaler Längsmuskel.
dp Dissepiment.
ee Ektodermeinstülpungen.
ekd Ektoderm.
ent Entoderm.
ep Epidermis.
ke kleine Entodermzellen in der Darmwand.
km radiale Kopfmuskulatur.
kn Knospungszone.
lm Seitenmuskel.
m Mund.
mu Muskulatur.
og oberes Schlundganglion.
ol obere Muskellücke.
pep Peritonealepithel.
ph Pharynx resp. Pharynxanlage.
phl Pharynxlumen.
qc Querkommissur der oberen Schlundganglien.
rm Ringmuskulatur.
Sch Schlundganglien.
sz subepitheliale Zellen des Ektoderms.
ul untere Muskellücke.
vd ventrale Darmwand.
vg ventrales Blutgefäß.
vm ventraler Längsmuskel.

Tafel VI.

Fig. 1. Querschnitt durch eine ganz junge Knospungszone. Der symmetrische Zellenstrang verbindet das Bauchmark mit beiden Muskellücken, durch welche die ektodermalen Elemente eintreten.

Fig. 2. Querschnitt einer nur wenig weiter vorgeschrittenen Knospungszone. Bei *c* beginnt der Zellenstrang sich nach oben zu verlängern und zur Schlundkommissur auszuwachsen.

Fig. 3. Querschnitt. Stadium mit zwei Paaren radialer an den Darm herantretender Zellenstränge. Die jungen Schlundkommissuren sind schon ziemlich lang.

Fig. 4. Querschnitt. Die Anlagen der Schlundkommissuren verdicken sich an ihren freien Enden zur Anlage der oberen Schlundganglien (*og*).

Fig. 5. Querschnitt. Die jungen oberen Schlundganglien neigen sich einander zu.

Fig. 6. Querschnitt. Die jungen oberen Schlundganglien haben sich vereinigt, und die Querkommissur zwischen ihnen ist gebildet.

Fig. 7. Querschnitt, stärker vergrößert. Verstärkung der Schlundkommissur von dem Ektoderm aus, das sowohl durch die obere, wie durch die untere Muskellücke einwandert.

Fig. 8. Dasselbe, stärker vergrößert, älteres Stadium. Beide Muskellücken sind miteinander vereinigt, indem der Seitenmuskel nach innen gedrängt worden ist.

Fig. 9. Querschnitt. Noch älteres Stadium. Die Schlundkommissuren sind vollkommen gefasert. Das obere Schlundganglion erfährt einen Nachschub von Material. *ee* Ektodermeinstülpungen.

Fig. 10. Flächenansicht der subepithelialen Zellen der Epidermis, welche wahrscheinlich zu einem ektodermalen Nervenplexus gehören.

Fig. 11. Sagittaler Längsschnitt durch den Hautmuskelschlauch.

Fig. 12. Querschnitt durch den Hautmuskelschlauch im Kopf.

Fig. 13. Querschnitt, stark vergrößert. Die Schlundkommissur ist stark gefasert und tritt außerhalb des Seitenmuskels aus dem Ektoderm hervor.

Fig. 14. Sagittaler Längsschnitt durch eine Knospungszone, in welcher das obere Schlundganglion, dagegen noch nicht der Pharynx angelegt ist. *dp* die beiden auseinander weichenden Blätter des Dissepiments. *b* junges Borstensäckchen.

Tafel VII.

Fig. 15. Horizontaler Längsschnitt durch das hintere Ende; zeigt das Bauchmark und 3 Knospungszonen, von denen aber nur die mittlere schon in Kopf- und Rumpfzone gesondert ist. Zwischen den beiden vorderen Knospungszonen bilden sich neue Bauchmarkganglien, die noch nicht deutlich voneinander abgesetzt sind. Bei *b* entstehen zwei Borstensäckchen. Die Muskellücken und das hinterste Ende des Bauchmarks sind nicht getroffen.

Fig. 16. Horizontaler Längsschnitt durch die paarige Ektodermeinwucherung unmittelbar unter dem After. Sie geht in das Bauchmark über, welches tiefer unten liegt und nicht getroffen ist (schematisiert).

Fig. 17. Sagittaler Längsschnitt durch ein Afterende, um die Entwickelung des Bauchmarks zu zeigen. Die einzelnen Ganglienknoten werden, je weiter nach vorn, um so gestreckter, und um so deutlicher voneinander abgegrenzt.

Fig. 18. Querschnitt durch eine Rumpfzone mit starker Ektodermeinwucherung.

Fig. 19. Querschnitt durch einen schon entwickelten Pharynx, welcher von den Resten des Bauchmarks und Bauchmuskels durchsetzt wird. Der Schnitt ist nicht ganz rechtwinklig zur Längsachse, sondern etwas schräg von oben und hinten nach vorn-unten geführt. Das Schlundlumen zeigt daher nicht die etwa halbmondförmige Gestalt, wie auf einem genau senkrechten Schnitt.

Fig. 20. Querschnitt durch den Darm samt Pharynxanlage und Schlundganglien.

Fig. 21. Sagittaler Längsschnitt durch das Bauchmark in der Rumpfzone, um die Entwickelung der Knoten zu zeigen.

Fig. 22—27. Querschnitte durch ganz junge Schlundanlagen in verschiedenen Stadien. In Fig. 22 zeigen sich bei *kl* die subepithelialen Zellen der Darmwand im Beginn ihrer Vermehrung. In Fig. 23 haben sie sich schon zu einer ventralen Anhäufung vereinigt. Letztere ist in Fig. 24 schon recht ansehnlich, aber noch ohne sichtbares Lumen. In den folgenden Stadien sieht man den Schlitz auftreten. Fig. 26 zeigt den ausnahmsweise vorkommenden Fall, wo der Zusammenhang des Schlitzes mit dem Darmlumen deutlich sichtbar ist.

Fig. 28, 29. Querschnitte durch Schlundanlagen, die sich schon gegabelt haben.

Fig. 30. Sagittaler Längsschnitt durch eine Schlundanlage. Das flache Darmepithel ist deutlich von dem hohen Epithel des jungen Pharynx zu unterscheiden. Bei * Punkt der entodermalen Ausstülpung.

Fig. 31—33. Querschnitte durch Pharynxanlagen, deren Lumina sich zu erweitern beginnen. Fig. 32 zeigt infolge der schrägen Richtung des Schnittes nur den einen Pharynxschenkel. Fig. 31, sehr stark vergrößert und sehr genau mit dem Prisma gezeichnet, zeigt die kleinen entodermalen Zellen unter dem Darmepithel.

Fig. 34. Horizontaler Längsschnitt durch die paarigen Schlundmündungen. Der unpaare Teil des Pharynx wird von dem Bauchmark durchsetzt.

Fig. 35. Querschnitt durch eine schon weit entwickelte Kopfzone. Die radiale Kopfmuskulatur ist im Entstehen begriffen.

Fig. 36—38. Drei aufeinander folgende Querschnitte durch die paarigen Pharynxmündungen. Als auf Fig. 36 folgend ist das in Fig. 35 wiedergegebene (einer anderen Serie angehörige) Bild zu denken.

Tafel VIII.

Fig. 39. Querschnitt, unmittelbar hinter der Trennungsstelle der Zooide liegend. *ee* Ektodermeinstülpungen.

Fig. 40. Teil eines Querschnittes. *ee* Ektodermeinstülpung; stärker vergrößert.

Fig. 41. Längsschnitt durch eine der paarigen Schlundmündungen, durch die Längsachse, aber nicht ganz rechtwinklig zur Horizontalebene geführt. Zeigt die Grenze zwischen ekto- und entodermalem Pharynxteil. *b* Borstensäckchen.

Fig. 42. Sagittaler Längsschnitt durch einen unmittelbar vor der Ablösung stehenden Kopf.

Fig. 43—46. Vier aufeinander folgende Querschnitte (Teile von solchen) durch die Ektodermeinstülpungen und das vorderste Ende des Pharynx, auf dem Stadium, wo die Schlundschenkel eben im Begriff stehen, in die Ektodermeinsackungen durchzubrechen. In Fig. 43 ist

die vorderste Spitze eines Pharynxschenkels getroffen. Fig. 44 zeigt, daß unmittelbar vor jener eine solide Zellenmasse liegt. Nach vorn von dieser in Fig. 45 und 46 die Ektodermeinsenkung.

Fig. 47—49. Querschnittserie durch einen Schlund, welcher im Begriff steht, in den Darm durchzubrechen. Fig. 48 und 49 folgen unmittelbar aufeinander, zwischen Fig. 47 und 48 liegen ein paar Querschnitte.

Fig. 50. Querschnitt. Der Durchbruch zwischen Schlund und Darm ist erfolgt.

Fig. 51—53. Drei Querschnitte aus verschiedenen Serien, zeigen drei Stadien des Ueberganges der paarigen Mundanlage in den unpaaren Mund. Infolge schräger Schnittführung erscheinen Fig. 52 und 53 in dorsoventraler Richtung verlängert.

Fig. 54. Querschnitt durch das hintere Ende einer Schlundanlage. Getroffen ist der Punkt der Entodermausstülpungen, an welchem das Schlundlumen direkt an das Darmepithel anstößt.

Fig. 55. Teil eines Querschnittes durch die Rumpfzone, stark vergrößert, mit zwei Borstensackanlagen.

Fig. 56. Querschnitt durch einen jungen Borstensack.

Fig. 57. Sagittaler Längsschnitt durch ein Afterende. Das entodermale Enddarmepithel ist scharf von der Epidermis abgegrenzt.

Die Mischlinge von Ruellia formosa und silvaccola[1]).

Von

Fritz Müller-Desterro
(in Blumenau, Brasilien).

„Giebt man zu, daß die bei der Zeugung zu einem neuen Wesen verschmelzenden männlichen und weiblichen Keimstoffe in völlig gleicher Weise die elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen übertragen, daß also z. B. hierin keinerlei Verschiedenheit besteht zwischen den im Blütenstaub und den in den Samenanlagen derselben Blume enthaltenen Zeugungsstoffen, so folgt daraus, daß im Augenblick der Zeugung keinerlei Unterschied bestehen kann zwischen A♀ × B♂ und B♀ × A♂. — Etwa später auftretende Verschiedenheiten zwischen den Mischlingen A♀ × B♂ und B♀ × A♂ können demnach nicht von den Eltern ererbt, sie müssen durch äußere Einflüsse später hervorgerufen, also — auch im Sinne von Weismann — erworben sein.“ „Es würden, von diesem Gesichtspunkte betrachtet, derartige Mischlinge sich empfehlen zu Versuchen über die viel umstrittene Vererblichkeit erworbener Eigenschaften.“

Ich knüpfte diese Hoffnung, auf dem Wege des Versuches die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften nachweisen zu können, an die in der Farbe der Blumen auffällig verschiedenen Mischlinge von Ruellia formosa und silvaccola. „Die Blumen der

1) Vergl. Mischlinge von Ruellia formosa und silvaccola in Abhandl. Naturw. Vereins Bremen, 1892, S. 379.

Ruellia silvaccola♀ × formosa♂ zeigen ein schönes Rot, welches dem dunkleren leuchtenden Rot der Ruellia formosa näher steht als dem helleren matten Rot der Ruellia silvaccola. Dagegen haben die Blumen der Ruellia formosa♀ × silvaccola♂ eine trübe Mischfarbe und pflegen zudem durch mehr oder minder ausgedehnte verwaschene dunklere Schmutzflecke verunziert zu sein.“

Von beiderlei Mischlingen hatte ich in meinem Garten üppig blühende Beete. Wenige Tage, nachdem ich die eben wiederholten Zeilen niedergeschrieben, wurden nun zunächst 3 Wochen lang (vom 2. bis 23. April 1892) die Blumen eines Beetes der Ruellia silvaccola ♀ × formosa ♂ unter sich bestäubt und selbstverständlich während dieser Zeit an allen Pflanzen sowohl der beiden Stammarten wie des Mischlings Ruellia formosa ♀ × silvaccola ♂ sämtliche Knospen vor dem Aufblühen abgeschnitten. Es fielen in diese Zeit ziemlich viele Regentage, und so betrug die Gesamtzahl der bestäubten Blumen nur 220.

In gleicher Weise und an einer etwa gleichen Zahl von Blumen wurde darauf die Bestäubung auf einem Beete des Mischlings Ruellia formosa ♀ × silvaccola ♂ vorgenommen, während die Knospen aller anderen Pflanzen vor dem Aufblühen entfernt wurden.

Anfangs begannen zahlreiche Fruchtknoten zu schwellen, aber die weit überwiegende Mehrzahl der Früchte fiel vor der Reife ab; die übrig bleibenden waren fast alle sehr samenarm, und viele enthielten nur taube Samen. Auch von den anscheinend guten Samen keimten wieder nur wenige, und schließlich sind von jedem der beiden Mischlinge kaum über ein halbes Dutzend zur Blüte gekommen. Die Blumen derselben glichen denen ihrer Eltern; das schöne leuchtende Rot der Ruellia silvaccola ♀ × formosa ♂ und ebenso die trübe fleckige Mischfarbe der Ruellia formosa ♀ × silvaccola ♂ hatte sich vererbt auf deren Nachkommen.

Die Freude indeß, damit ein unanfechtbares Beispiel der Vererbung erworbener Eigenschaften gewonnen zu haben, war von kurzer Dauer. Es drang auch in meine wissenschaftliche Einöde die Kunde, daß bei der Befruchtung der Phanerogamen „Chromatophoren von der männlichen Zelle nicht eingeführt werden, daß sie vielmehr der weiblichen Zelle allein angehören“ [1]). Damit ist

1) Lehrbuch der Botanik für Hochschulen von Strasburger, Noll, Schenck und Schimper, S. 58.

von Anfang an ein Unterschied gegeben zwischen den beiden durch Wechselkreuzung erzeugten Mischlingen von A und B. Wir haben nicht einfach A ♀ B ♂ und B ♀ A ♂, sondern, wenn wir mit a und b die Chromatophoren der beiden Arten bezeichnen, A ♀ B ♂ + a und B ♀ A ♂ + b, die also verschieden sein können, auch wenn A ♀ B ♂ = B ♀ A ♂ ist, und daß eine so bedingte Verschiedenheit erblich sei, scheint fast selbstverständlich.

Wenn nun aber die Chromatophoren mit dem „Keimplasma“ oder der „Erbmasse“ der Phanerogamen ebensowenig zu thun haben, wie z. B. die Zoochlorellen mit derjenigen der Süßwasser-Schwämme- oder -Polypen, die ihnen ihre grüne Farbe verdanken, so möchte man fast die Phanerogamen für eine den Flechten vergleichbare Lebensgemeinschaft erklären, in welcher grüne, assimilierende „Phytomoneren“ dieselbe Rolle spielen, wie die Algen in den Flechten. Der Fall der zweierlei Bastarde von Ruellia formosa und silvaccola entspricht in der That vollkommen dem der beiden Hymenolichenen Cora und Dictyonema. In beiden Fällen ist der Sauerstoff atmende „plasmophage“ Teilnehmer der Genossenschaft für beide Formen der gleiche, dort A ♀ B ♂ = B ♀ A ♂, hier „die eine Telephoree der Hymenolichenen“; der assimilierende „plasmodome“ Teilnehmer dagegen ist in beiden Fällen ein anderer für jede der beiden Formen: dort Chromatophoren von Ruellia silvaccola für Ruellia silvaccola ♀ × formosa ♂ und Chromatophoren von Ruellia formosa für Ruellia formosa ♀ × silvaccola ♂, hier Chroococcus für Cora und Scytonema für Dictyonema.

Blumenau, 26. Juli 1895.

Fritz Müller-Desterro.

Ein Nachruf

von

Ernst Haeckel.

Als uns vor Monatsfrist der vorstehende Aufsatz unseres berühmten Landsmannes Fritz Müller über *Ruellia*-Mischlinge zur Publication in der Jenaischen Zeitschrift übersandt wurde, ahnten wir nicht, daß dies die letzte unter den gedankenreichen Arbeiten sein würde, mit denen dieser scharfsinnige Naturforscher dieselbe bereichert hat. Wenige Wochen darauf brachte uns der Telegraph aus Brasilien die Trauerkunde, daß er am 21. Mai 1897 in Blumenau am Itajahy gestorben sei; am 31. März d. J. hatte er sein 75. Lebensjahr vollendet.

Dem großen Beobachter und Denker an dieser Stelle ein kleines Denkmal zu setzen, ist für mich eine ehrenvolle Pflicht. Zunächst giebt dazu den äußeren Anlaß der Umstand, daß eine seiner letzten Arbeiten in derselben Zeitschrift erscheint, in welcher er seit 28 Jahren (seit 1869) eine Reihe ausgezeichneter Untersuchungen veröffentlicht hat. Mehr noch aber werde ich dazu bestimmt durch die außerordentliche Verehrung und Bewunderung, welche ich dem seltenen Manne seit 33 Jahren ununterbrochen und in steigendem Maaße bewahrt habe. Leider ist es mir niemals vergönnt gewesen, seine persönliche Bekanntschaft zu machen; Fritz Müller ist niemals wieder nach Europa gekommen, seitdem er (1852) nach Brasilien übersiedelte. Aber ich habe mir ein bestimmtes Character-Bild dieses Heros der Wissenschaft nicht nur aus der belehrenden Lectüre seiner gedankenreichen Schriften und

seinen werthvollen, an mich gerichteten Briefen gebildet, sondern auch aus vielen mündlichen Mittheilungen unseres gemeinsamen intimen Freundes, des berühmten, 1874 allzu früh verstorbenen Anatomen Max Schultze. Auch bei jedem der drei Besuche, welche ich Charles Darwin auf seinem Landgute Down abstatten konnte (1866, 1876 und 1879), kam unser Gespräch auf die hohen Verdienste, welche sich Fritz Müller sowohl um die biologische Wissenschaft im Allgemeinen erworben hatte, als auch ganz besonders um deren wichtigsten Fortschritt, die Begründung der Abstammungslehre durch Darwin's Selections-Theorie. Die hohe Bewunderung, welche der Letztere dabei für den Ersteren äußerte, erfüllte mich als deutschen Landsmann mit freudigem Stolze; und um so mehr, als damals seine trefflichen Arbeiten nur in geringem Maaße die verdiente Anerkennung gefunden hatten.

Der nachstehende kurze Nachruf für Fritz Müller giebt weder eine Aufzählung und Würdigung seiner zahlreichen wissenschaftlichen Arbeiten, noch eine eingehende Schilderung seines eigenthümlichen Lebensganges. Vielmehr muß ich mich hier mit Wiedergabe der kurzen biographischen Notizen begnügen, welche ein Neffe des Verstorbenen, der ausgezeichnete Pilzforscher Alfred Möller in Eberswalde, mir kürzlich zu übermitteln die Güte hatte; sowie mit einer allgemein gehaltenen Skizze des Gesammtbildes, das ich mir aus seinen lehrreichen Schriften und aus unserem langjährigen brieflichen Verkehre entworfen habe.

Fritz Müller ist ein Thüringer Kind, geboren am 31. März 1822 im Pfarrhause zu Windischholzhausen, unweit Erfurt. 1828 kam er mit seinen Eltern nach Mühlberg, einem Marktflecken am Fuße der „Drei Gleichen“. Vater, Großvater und Urgroßvater waren Pfarrer gewesen. Von 1835—1840 besuchte Fritz das Gymnasium in Erfurt und lebte im Hause seines Großvaters mütterlicher Seite, des bekannten Chemikers Johannes Bartholomaeus Tromsdorff. Den frühzeitig erwachten Drang nach Natur-Beobachtung befriedigte er zunächst, gleich vielen anderen angehenden Naturforschern, im Sammeln von Insecten und Pflanzen. Beim Beobachten und Bestimmen derselben empfing er nachhaltige Unterstützung sowohl vom Vater als vom Großvater, die Beide von Freude am Natur-Studium erfüllt waren. Dasselbe gilt auch von dem verdienstvollen, 7 Jahre jüngeren Bruder Hermann Müller, der 1883 als Oberlehrer in Lippstadt starb und sich durch zahlreiche botanische und zoologische Untersuchungen um die Förderung des Darwinismus sehr verdient gemacht hat, besonders aber durch sein hervor-

ragendes Werk über „Die Befruchtung der Blumen durch Insecten und die gegenseitigen Anpassungen Beider“ (1873). Ein viel jüngerer Stiefbruder, Wilhelm Müller, ist jetzt Professor der Zoologie in Greifswald. Mit Recht hat Ernst Krause in dem „Gedenkblatt für Hermann Müller-Lippstadt“ (1884) darauf hingewiesen, daß die gleichartigen Neigungen und Talente für Natur-Studien in den Brüdern Fritz und Hermann, wie in ihren Eltern und Großeltern, einen hübschen Beleg für die Erblichkeit von bestimmten Geistes-Anlagen liefern. Auch auf mehrere Töchter und Enkel von Fritz Müller hat sich der Scharfblick und die Liebe für Natur-Beobachtung vererbt. Auf die Anregung des Großvaters Tromsdorff, der selbst Apotheker gewesen war, ist es wohl auch zurückzuführen, daß Fritz nach absolvirter Gymnasial-Zeit 1840 als Lehrling in eine Apotheke zu Naumburg an der Saale eintrat.

Hier blieb Fritz Müller jedoch nur ein Jahr; dann bezog er 1841 die Universität Berlin, um Mathematik und Naturwissenschaften zu studiren. 1842 ging er auf ein Jahr nach Greifswald; 1843 kehrte er nach Berlin zurück, wo vor allen Anderen die überaus anregenden Vorlesungen von Johannes Müller mächtig auf ihn wirkten. Wie auf so viele andere Coryphäen der Morphologie und Physiologie, hat dieser größte deutsche Biologe unseres Jahrhunderts auch auf Fritz Müller nicht nur durch seine classische Klarheit und objective Darstellung gewirkt, sondern vor Allem durch den philosophischen Geist, mit welchem er die unschätzbare Methode der Vergleichung und der Entwicklungsgeschichte umfassend anwendete. Ich selbst habe den Zauber dieser wunderbaren Genialität 10 Jahre später auf's Tiefste empfunden; und da ich der jüngste und letzte von den zahlreichen speciellen Schülern Johannes Müller's bin, da ich im April 1858 den großen Meister schmerzerfüllt zu Grabe geleiten mußte, möchte ich hier auf ein Verhältniß aufmerksam machen, welches mich oft in Betrachtungen über die Entwicklung wissenschaftlicher Arbeiten beschäftigt hat.

Vier Monate, nachdem Johannes Müller seine glänzende Laufbahn beschlossen, erschien in den Proceedings of the Linnean Society (August 1858) die erste vorläufige Mittheilung über die Selections-Theorie von Charles Darwin; ein Jahr später wurde sein Hauptwerk veröffentlicht, das epochemachende Buch über den Ursprung der Arten. Nach meiner Ueberzeugung würde Johannes Müller, der Jahrelang über dieses größte aller biologischen Probleme nachgedacht hatte, seine glückliche Lösung durch Darwin

neidlos begrüßt und auch die folgenschwerste seiner Consequenzen, die berüchtigte „Affenabstammung des Menschen“, als unwiderleglich anerkannt haben. Andere Schüler von Johannes Müller sind freilich entgegengesetzter Ansicht, so namentlich E. Dubois-Reymond, der „exacte“ Begründer der „Ignorabimus“-Philosophie, der sich nur zögernd und ungern zum partiellen Darwinismus bekehrt und niemals den geringsten Beitrag zu seiner Förderung geliefert hat. Freilich waren die beiden größten Biologen des 19. Jahrhunderts, Johannes Müller und Charles Darwin, nach Character und Neigungen, wie nach Bildungsgang und Arbeitsweise, sehr verschieden. Aber beide Herrscher im Gebiete des Geistes waren einig in der unbedingten Hingabe an ihr hohes Lebensziel, an die furchtlose Erkenntniß und freie Lehre der Wahrheit; Beide stellten gleicherweise ihre außerordentliche Begabung und ihre riesige Arbeitskraft in den reinen Dienst der Wissenschaft. Gerade die Verschiedenheit der Arbeitsziele und Methoden, welche uns in den zahlreichen Werken des deutschen und des englischen Biologen vielfach entgegentreten, und welche sich auf das Vorteilhafteste ergänzen, hat auf viele Schüler derselben besonders fruchtbar und anregend gewirkt; und ich glaube, diese tiefgehende Wirkung ebenso bei Fritz Müller wahrzunehmen, wie ich sie an mir selbst dankbarst empfunden habe und z. B. an den grundlegenden Werken von Carl Gegenbaur, unserem ersten vergleichenden Anatomen, allenthalben erkenne.

Nachdem Fritz Müller am 14. December 1844 von der philosophischen Facultät in Berlin zum Doctor promovirt und bald darauf die preußische Oberlehrer-Prüfung abgelegt hatte, ging er 1845 nochmals nach Greifswald, um Medicin zu studiren. Er gedachte dadurch Gelegenheit zu erlangen, als Schiffsarzt fremde Länder zu besuchen und seinen Lieblingswunsch, die Bekanntschaft der herrlichen Tropen-Natur, zu erfüllen. Eine Zeitlang hatte er gehofft, eine Anstellung als Oberlehrer zu erhalten. Allein dazu hätte er den preußischen Staatsdiener-Eid leisten müssen, wozu er sich nicht entschließen konnte. Es widerstrebte seinem Wahrheitsgefühl als Freidenker die Formel nachzusprechen: „So wahr mir Gott helfe durch Jesum Christum“ etc.; er richtete daher an das Ministerium die Bitte, daß ihm diese Formel erlassen werde und seine Verpflichtung durch Handschlag erfolge. Indessen wurde dieses Gesuch (1849) abschläglich beschieden. In Folge dessen mußte er auf eine Anstellung im Staatsdienste verzichten und

nahm eine Hauslehrer-Stelle in Neuvorpommern an, welche er bis 1852 bekleidete. Dort lernte er auch seine Frau kennen.

Bei dieser Gelegenheit wird es gestattet sein, die Frage aufzuwerfen, was denn eigentlich der moderne Staat durch den widersinnigen Eideszwang erreicht, der auch heute noch im Deutschen Reiche fortbesteht? Entweder: Ich verweigere es, einen Eid zu schwören, dessen Inhalt nach meiner ehrlichen Ueberzeugung unwahr ist; dann werde ich direct oder indirect gezwungen, oder sonst gemaßregelt — oder ich leiste den vorgeschriebenen Eid und begehe einen wissentlichen Meineid, müßte also eigentlich mit Zuchthaus bestraft werden. Ehrliche und überzeugungstreue Männer, welche den Eid nicht bloß für eine leere äußere Formel halten, werden in diesem Dilemma ihre Lebensstellung opfern müssen.

So geschah es auch mit Fritz Müller; er entschloß sich zur Auswanderung nach Brasilien. Er konnte diesen Entschluß um so leichter fassen, als er 1848 den ersten Anlauf zu einer freieren Gestaltung der elenden politischen Verhältnisse in Deutschland mit frohen Hoffnungen begrüßt hatte. Diese sanken bald, als die hereinbrechende politische und kirchliche Reaction auf allen Gebieten dem deutschen Geiste neue Fesseln anlegte. Am 19. Mai 1852 fuhr Fritz Müller aus Hamburg ab mit seiner Frau und seiner ersten, noch nicht 1 Jahr alten Tochter. Am 19. Juli landeten sie in Brasilien; am 22. August waren sie in Blumenau, am Itajahy. Hier schlug sich der junge Doctor eigenhändig im Urwalde eine Rodung und baute eine Hütte im Garcia-Thale; hier führte er in tiefer Waldeinsamkeit durch 4 Jahre das reine Colonisten-Leben, reich an herrlichen Naturgenüssen wie an mancherlei Entbehrungen. Er hat oftmals gesagt, daß diese Jahre eigentlich die glücklichsten seines Lebens gewesen seien.

1856 bot sich Fritz Müller Gelegenheit, eine Gymnasial-Lehrer-Stelle anzunehmen; er siedelte mit seiner Familie nach der Insel Santa Catharina über, welche unter 27° S. Br. unweit der Küste von Brasilien liegt. Er bekleidete hier 12 Jahre lang die Stelle eines Lehrers am Lyceum von Desterro. Hier in der „Verbannung“ lernte er am Meeresufer die wunderbare Fülle von interessanten Erscheinungen kennen, welche das Leben der niederen Seethiere dem Zoologen darbietet; hier entstanden seine schönen Untersuchungen über Medusen, Ctenophoren, Polypen, Bryozoen, Würmer und andere niedere Thiere; hier sammelte er das Material für seine bedeutendste und berühmteste Arbeit, seine Entwick-

lungsgeschichte der Crustaceen, welche 1864 unter dem Titel „Für Darwin“ erschien.

Die 12 Jahre, welche Fritz Müller in Desterro verlebte, waren wohl in mehrfacher Beziehung die fruchtbarsten seines langen Lebens. Diese „besten Mannesjahre“, vom 33. bis zum 45. Lebensjahre, bereicherten ihn als scharfen und unermüdlichen Beobachter mit einer Fülle von wichtigen biologischen Anschauungen, welche nur die marine Zoologie uns zu geben vermag. Das Lehramt der Naturgeschichte am Lyceum hielt ihn beständig in engerer Berührung mit allen Zweigen der Naturwissenschaft und der Litteratur, als er sie in der folgenden Lebenszeit — schon aus äußeren Gründen — behaupten konnte. Zugleich blühte in dieser Periode der „Verbannung auf einer abgeschlossenen Insel“ sein reiches Familien-Glück empor, welches in späteren Jahren vielfach getrübt wurde. Indessen auch an dieser glücklichen, unter dem schönsten Klima gelegenen Stätte am Meeresufer sollte der tapfere Bekenner der wissenschaftlichen Wahrheit keine dauernde Ruhe finden. 1865 zogen unter dem Schutze der politischen Reaction die Jesuiten in das Lyceum von Desterro ein, diese gefährlichsten und verlogensten von allen Feinden der Wahrheit und Vernunft. Mit dem gewohnten Scharfblick der Hierarchie erkannte die schwarze Schaar in dem geistreichen und characterfesten Fritz Müller ihren mächtigsten Gegner, und sie ruhte nicht eher, bis sie ihn aus seiner gefestigten Stellung vertrieben hatte. Wenn nicht die alten Lehren der Geschichte meistens tauben Ohren predigten, könnte gegenwärtig das deutsche Volk an diesem Beispiele abermals lernen, welcher Gefahren sich jedes freie Geistesleben von der Macht der Jesuiten zu versehen habe; arbeitet doch seit Jahren an deren Zurückberufung der sogenannte „Deutsche Reichstag“, jene Gesellschaft von kurzsichtigen und verblendeten Partei-Politikern, welche die Vertretung des „Volkes der Reformation“ sein sollte!

Nachdem Fritz Müller 1867 seine Stellung in Desterro hatte aufgeben müssen, zog er in seinen früheren Wohnort am Itajahy zurück. Er kaufte sich in Blumenau eine kleine Besitzung, welche er bis kurz vor seinem Ende bewohnt hat. In seinem Garten und in den anstoßenden Wäldern stellte er nunmehr in den folgenden 20 Jahren jene ausgezeichneten Beobachtungen über das Leben der Insecten und über ihre Beziehungen zur Pflanzenwelt an, welche so Viel zur Förderung der Entwicklungslehre und insbesondere der Selections-Theorie beigetragen

haben. Die schönen Sammlungen, welche er anstellte und zum größten Theile dem National-Museum in Rio Janeiro übersandte, veranlaßten den Kaiser von Brasilien, Don Pedro II., ihn am 2. October 1876 zum „Naturalista viajante de Museo nacional“ zu ernennen und ihm ein bescheidenes Jahres-Gehalt zu gewähren. Aber auch diese Unterstützung wurde dem deutschen Naturforscher von seinen brasilianischen Neidern und Feinden bald streitig gemacht, und er wäre 1884 wieder abgesetzt worden, wenn nicht Don Pedro II. selbst, der bekannte Beschützer von Kunst und Wissenschaft, dies verhindert hätte. Erst nachdem der verdienstvolle Kaiser vertrieben und ein Regiment von eigennützigen „Republicanern“ an seine Stelle getreten war, wurde jener nichtswürdige Zweck erreicht. Die Regierung forderte Fritz Müller auf, von Blumenau nach Rio Janeiro überzusiedeln, ohne ihm dafür die entsprechenden Mittel zu gewähren; und da er diesem Zwangs-Befehl weder gehorchen wollte noch konnte, decretirte das Ministerium kurzweg seine Absetzung und entließ ihn ohne Pension und ohne Entschädigung.

Dieses nichtswürdige Verfahren — in den Ländern portugiesischer Zunge allerdings keine Seltenheit! — erregte im deutschen Vaterlande solche Entrüstung, daß die Redaction der Berliner „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift“ (— im Anschluß an eine von der Redaction der „Natur“ ausgehende Anregung —) an Alle, „welche die Ehre deutschen Namens und deutscher Wissenschaft hochhalten“, folgenden Aufruf zur Unterstützung von Fritz Müller erließ:

„Der im siebenzigsten Lebensjahre stehende, bedeutende, auch von Charles Darwin hochgeschätzte Gelehrte hat die Kraft seines Geistes und seiner Arbeit seit nahezu 40 Jahren in den Dienst der brasilianischen Regierung gestellt, indem er bis zum Juni d. J. die Stelle eines „Naturalista viajante“ des Museums zu Rio de Janeiro bekleidete. Dr. Müller hat das genannte Institut in ganz unschätzbarer Weise durch eine Fülle werthvollster Sammlungen bereichert. Und nun, nachdem dieser Mann durch seine wissenschaftliche Thätigkeit sich die höchste Achtung der gelehrten Kreise zweier Welten errungen, decretirt die neue republicanische Regierung, daß der greise Gelehrte sein Heim, sein Besitzthum, auf dem er so zahlreiche wissenschaftliche Thatsachen gewonnen, die längst Gemeingut der Zoologen und Botaniker aller Länder geworden sind, verlassen solle, um nach Rio überzusiedeln. Nicht nur soll er den ihm lieb gewordenen Wohnsitz aufgeben, sondern

auch noch nach einer Stadt übersiedeln, in der er bei seinem kärglichen Gehalt von zwei Contos de Reis pr. Jahr nur eine geradezu kümmerliche Existenz führen könnte. Dr. Müller hat abgelehnt, der an ihn ergangenen Aufforderung Folge zu leisten, worauf die brasilianische Regierung ihm nicht nur seine Entlassung sandte, sondern dem im uneigennützigsten Dienste der Wissenschaft ergrauten Gelehrten auch sofort das Gehalt sperrte und jede Abfindung oder Pension ablehnte. Man darf annehmen, daß es nur unlauteren Motiven entspringende Umtriebe sind, welche sich (wie — allerdings vergeblich — bereits einmal) gegen den „Fremden“, den „Deutschen“ wenden, den die jetzigen Machthaber in seinem hohen Alter der nöthigsten Subsistenzmittel berauben! Ganz und voll schließen wir uns daher einer von der Redaction der „Natur“ ausgehenden Anregung an, dem greisen deutschen Gelehrten, einer Zierde deutschen Namens, zu seinem 70. Geburtstage (31. März 1892) ein Angebinde zu verehren, welches seinem Lebensabende die Sorge fern hält. Was unser Volk für Dichter und Künstler oft gethan, wird es sicher auch gerne dem bedeutenden Gelehrten darbringen als Zoll der Dankbarkeit, mit der ein großes Volk sich selbst in seinen hervorragenden Männern ehrt.“

Dieser Aufruf, am 25. October 1891 in No. 43 der „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift“ veröffentlicht, hatte alsbald die Sammlung ansehnlicher Geldmittel zur Folge. Als jedoch Fritz Müller selbst davon erfuhr, lehnte er dieselbe in gewohnter Bescheidenheit mit herzlichem Danke ab. Auch schon in früheren Jahren, ebenso wie späterhin, hat er die wiederholten Anerbieten von Darwin und anderen Freunden, ihn mit Subsistenzmitteln zu unterstützen, dankend abgelehnt. In seinem letzten Briefe vom 7. Februar 1897, drei Monate vor seinem Tode, schrieb er mir: „Von Ihrem liebenswürdigen Anerbieten materieller Unterstützung würde ich im Falle der Noth ohne Bedenken Gebrauch machen; doch hoffe ich, daß bei meinem so kleinen Haushalte und meiner Bedürfnißlosigkeit der kleine Rückhalt, den ich auf der Deutschen Bank in Rio habe, für die kleine Frist, die mir noch beschieden sein mag, ausreichen würde, mich vor Noth zu schützen.“

Viele Freude verursachte dagegen unserem trefflichen Landsmanne ein Ehrengeschenk, welches ihm (— auf Anregung von deutschen Botanikern —) zu seinem 70. Geburtstage, am 31. März 1892, gesandt wurde: ein prachtvolles Album, enthaltend die photographischen Porträts von zahlreichen, ihn verehrenden Naturforschern.

Eine eingehende Beurtheilung der zahlreichen ausgezeichneten Arbeiten, mit denen FRITZ MÜLLER sowohl die Zoologie als die Botanik bereichert hat, würde hier viel zu weit führen. Ich muß mich daher mit einigen kurzen Bemerkungen über meine Auffassung derselben begnügen. Was CARL ERNST VON BAER 1828 auf den Titel seiner classischen Entwicklungsgeschichte der Thiere setzte, und was der werthvolle Inhalt von allen guten naturwissenschaftlichen Arbeiten sein sollte: „Beobachtung und Reflexion“, — das finden wir auch in allen Untersuchungen von FRITZ MÜLLER gleichmäßig durchgebildet. In erster Linie ist dieser große Naturforscher berühmt geworden als scharfer und klarer Beobachter und als sinnreicher Experimentator. Wie ERNST KRAUSE in seiner interessanten Schrift: „CHARLES DARWIN und sein Verhältniß zu Deutschland“ (1885) mittheilt, nannte der Letztere in seinen an ihn gerichteten Briefen mit Vorliebe FRITZ MÜLLER „den Fürsten der Beobachter“. Aber bei ihm, wie bei DARWIN selbst, entsprach der seltenen Schärfe und Klarheit der Beobachtung auch diejenige des Urtheils. Erst das eingehende und vorurtheilsfreie Nachdenken über den empirischen Befund, erst die philosophische Reflexion (im besten Sinne!) verlieh den Beobachtungen beider großen Naturforscher ihren seltenen Werth. Dabei hatte die Methode und Arbeitsweise beider Biologen viele specielle Aehnlichkeit, und ebenso ihre besondere Neigung für Oekologie oder Bionomie (— die oft noch so genannte „Biologie“ im engeren Sinne! —). Die wundervollen Beziehungen der Organismen zu einander und zur Außenwelt, die Beziehungen der zusammenlebenden Thiere und Pflanzen, insbesondere der Insecten und Blumen, ferner der Parasiten und ihrer Wirthe, die Beziehungen der beiden Geschlechter zu einander, der Eltern zu ihren Kindern u. s. w. — kurz alle jene wundervollen Relationen, welche die Perilogie zu einem so wichtigen Zweige der Physiologie (im weiteren Sinne!) gestalten, sie bildeten für FRITZ MÜLLER, ebenso wie für DARWIN, das Ziel und den Ausgangspunkt zahlreicher, hochinteressanter Untersuchungen. Wenn der Letztere in seiner epochemachenden Theorie vom „Kampfe um's Dasein“ uns die machtvolle Selections-Thätigkeit jener Beziehungen erst klar enthüllte, so hat der Erstere nicht wenig dazu beigetragen, dieselbe an vielen wunderbaren Beispielen im Einzelnen anschaulich zu machen. Unter diesen sind von besonderem Interesse die Wechsel-Beziehungen vieler Thiere und Pflanzen im Urwalde von Brasilien, sowie die mancherlei merk-

würdigen Schutz-Vorrichtungen, welche sie allmählig im Kampfe um's Dasein erworben haben: die unbewußte Nachahmung oder mimetische Anpassung der Schmetterlinge, der Ameisenschutz der myrmecophilen Bäume; ferner die Arbeitstheilung im Termiten-Staate, die Duftorgane der Schmetterlinge, die wie Blumen duften u. s. w. Gerade die einleuchtende Beweiskraft, welche viele dieser einzelnen Beobachtungen zu Gunsten der Selections-Theorie besitzen, sowie die sinnige Deutung derselben und ihre einfache ursächliche Erklärung, haben sehr Viel zur Begründung und Verbreitung des Darwinismus beigetragen.

Wichtiger indessen, als diese zahlreichen kleinen Arbeiten, und nach meiner Ansicht die bedeutendste und fruchtbarste von allen seinen Schriften, war diejenige Abhandlung, welche er 1864 unter dem Titel „Für Darwin" veröffentlichte. Sie erschien 5 Jahre nach dem „Ursprung der Arten", zu einer Zeit, als noch die große Mehrzahl der Zoologen und Botaniker sich der Descendenz-Theorie gegenüber ebenso feindlich und ablehnend verhielt, wie jetzt alle klar denkenden und kenntnißreichen Naturforscher von ihrer grundlegenden Bedeutung überzeugt sind. Diese kleine Schrift, die nur 91 Octav-Seiten umfaßt und nur durch wenige Holzschnitte illustrirt ist, hat Viel dazu beigetragen, jenes Zahlen-Verhältniß umzukehren. Sie verfolgte das Ziel, die Richtigkeit der Darwin'schen Theorie durch „eine möglichst in's Einzelne gehende Anwendung auf eine bestimmte Thiergruppe" zu beweisen, und dazu erschien besonders geeignet die formenreiche Classe der Crustaceen, welche Fritz Müller genau kannte, und deren Entwicklungsgeschichte er selbst durch mehrere wichtige Entdeckungen gefördert hatte. Die verschiedensten Gestalten dieser großen Classe, welche im erwachsenen Zustande sehr weit von einander abweichen, entwickeln sich aus einer und derselben gemeinsamen Keimform, dem schon lange bekannten Nauplius. Fritz Müller zeigte nun, dass auch jene Keimformen höherer Krebse, die scheinbar davon verschieden sind, sich doch auf dieselbe zurückführen lassen; und er zeigte ferner, wie gerade aus diesen embryologischen Verhältnissen sich die wichtigsten Schlüsse auf die Stammverwandtschaft aller Crustaceen ergeben. Damit wurde zuerst ein bedeutungsvoller Gedanke fest begründet und durch die Descendenz-Theorie erklärt, den schon im Beginne unseres Jahrhunderts Lorenz Oken, Friedrich Meckel und andere ältere Naturphilosophen ausgesprochen hatten, ohne damit durchzudringen; der Gedanke, daß „die Urgeschichte der Art in ihrer

Entwicklungsgeschichte unvollständig enthalten ist". Zugleich wies Fritz Müller nach, wie die Uebereinstimmung im Körperbau der Jugendformen, die allen Thieren einer formenreichen Classe gemeinsam ist, nur durch Vererbung von einer gemeinsamen Stammform zu erklären sei, während die Unterschiede ihrer embryonalen Entwicklung sich durch Anpassung an deren besondere Bedingungen erklären. Ich habe in meiner „Generellen Morphologie" (1866) diese Theorie weiter ausgeführt und zu zeigen versucht, daß sie als „Biogenetisches Grundgesetz" in der Entwicklung aller Organismen ohne Ausnahme die höchste Bedeutung besitze. In meiner „Gastraea-Theorie" (1872) glaube ich den Nachweis geführt zu haben, daß sie gerade die ersten Anfänge in der Keimesgeschichte der Metazoen auf's Einfachste erklärt, indem alle Stufen der Gastrulation als erbliche Wiederholungen von entsprechenden Vorgängen in ihrer Stammesgeschichte erscheinen.

Der bleibende Werth der gedankenreichen Schrift „Für Darwin" wird dadurch nicht geschmälert, daß später viele Anschauungen derselben sich als irrthümlich erwiesen. Arnold Lang führte (1889) in seinem ausgezeichneten Lehrbuche der vergleichenden Anatomie den Nachweis, daß der merkwürdige Nauplius nicht als die erbliche Wiederholung der uralten Stammform der Crustaceen gedeutet werden könne, sondern vielmehr auf eine Trochophora-Larve zu beziehen sei, in welche schon Krebs-Charactere zurückverlegt sind. Ich selbst habe kürzlich (1896) im zweiten Theile meiner „Systematischen Phylogenie" Ansichten über die Stammesgeschichte der Gliederthiere aufgestellt, welche von meinen früheren, im Anschluß an Fritz Müller gebildeten bedeutend abweichen. Dieser schrieb mir darüber in seinem letzten Briefe: „Ich bin nicht nur völlig einverstanden mit der Wiedervereinigung der Anneliden und Arthropoden, sondern finde auch sonst Ihren Stammbaum der Articulaten — auch wo er von früher von mir geäußerten Ansichten abweicht — sehr annehmbar." Gerade die Irrthümer in der Schrift „Für Darwin" haben sich für die folgenden Untersuchungen über die Phylogenie der Crustaceen äußerst fruchtbar erwiesen, nicht weniger, als die weit überwiegenden neuen Wahrheiten in derselben; sie bestätigen auf's Neue die alte, nicht genug zu beachtende Wahrheit, daß weitgehende Hypothesen — als Erklärungs-Versuche! — auch dann der Wissenschaft zur fruchtbarsten Förderung gereichen, wenn sie später sich als irrig erweisen oder durch bessere ersetzt werden. Nirgends gilt dieser

Satz mehr, als in der schwierigen Stammesgeschichte der Organismen, deren drei große Urkunden — Keimesgeschichte, Morphologie und Paläontologie — trotz aller Fortschritte immer in hohem Grade unvollständig bleiben werden.

In Bezug auf die großen principiellen Fragen der Entwickelungslehre stimmte Fritz Müller vollkommen mit den monistischen, von mir seit 30 Jahren vertretenen Anschauungen überein; die freudige Zustimmung, welche er in vielen an mich gerichteten Briefen äußerte, hat mich darin in hohem Maaße bestärkt und ermuthigt, das gilt auch besonders von einer wichtigen Streitfrage, welche seit mehr als 10 Jahren die Biologen in hervorragender Weise beschäftigt, von der „Progressiven Vererbung“ oder der „Vererbung erworbener Eigenschaften“. Fritz Müller war von deren hoher Bedeutung ebenso fest durchdrungen, wie Darwin und Lamarck, wie Gegenbaur, Huxley, Herbert Spencer und viele andere ausgezeichnete Naturforscher. Ich selbst halte die progressive Vererbung, wie ich schon 1866 ausgeführt und neuerdings bei verschiedenen Gelegenheiten betont habe, für ein unentbehrliches Fundament der monistischen Entwicklungslehre und der damit untrennbar verknüpften Epigenesis-Theorie. Dagegen führt uns die entgegengesetzte „Keimplasma-Theorie“ von August Weismann nicht nur zu der alten Irrlehre der Präformation zurück, sondern auch zu ganz unhaltbaren dualistischen und teleologischen Principien. In dieser Beziehung dürfte folgende Aeußerung von Fritz Müller (— in einem an mich gerichteten Briefe vom 28. März 1893 —) von Interesse sein: „Für die beiden, Weismann eigenthümlichen Behauptungen, daß die geschlechtliche Zeugung die einzige Quelle der für die Umbildung der Arten nöthigen Abänderungen sei, und daß erworbene Eigenschaften nicht vererbt werden können, finde ich in der „Amphimixis“ keine neue Thatsache. Was erstere betrifft, so könnte man auf das unendlich formenreiche Gebiet der höheren Pilze hinweisen, bei denen Geschlechtlichkeit vollkommen fehlt; wenn es nicht an sich schon völlig einleuchtend wäre, daß durch Vermischung doch immer nur Zwischenformen entstehen können, nie aber etwas wirklich (qualitativ) Neues, noch selbst eine (quantitative) Steigerung schon vorhandener Eigenschaften. Der ganze Verwandtschaftskreis der Gattung Coffea (— die ganze Gruppe der Ixoreen —) hat vier- bis fünfzählige Blumen, so also jedenfalls ihre Vorfahren seit unendlich langer Zeit. Wie soll nun durch Vermischung solcher Pflanzen eine Art mit sechs- bis neun-, in der

Regel siebenzähligen Blumen entstehen, wie der Liberia-Kaffee? Oder wie eine Lafoensia mit zwölfzähligen Blumen aus Vorfahren mit sechs- bis achtzähligen? Kann aber die bloße Vermischung nichts wirklich Neues liefern, so kann dieses nie einfach von elterlichem oder voreIterlichem Keimplasma herkommen, sondern muß durch äußere Einflüsse bedingt, also nicht ererbt, sondern erworben sein; und damit scheint mir die Vererbung erworbener Eigenschaften ebenso gut bewiesen, wie die elternlose Entstehung der ersten Lebewesen — mag auch Beides nicht durch Versuch und Beobachtung nachweisbar sein."

An diese Betrachtungen über die viel erörterte Amphimixis, und neuere Bemerkungen über die damit verknüpfte Keimplasma-Theorie schließt Fritz Müller in mehreren an mich gerichteten Briefen den Ausdruck der Hoffnung an, daß es ihm doch noch gelingen werde, die vielbestrittene „Vererbung erworbener Eigenschaften" direct durch Versuche zu beweisen. Wie weit ihm dieses gelungen, und wie weit dies überhaupt möglich ist, darüber kann man verschiedener Meinung sein. Man darf aber bei der Erörterung dieser wichtigen Streitfrage nie vergessen, daß die ganze kunstvolle Keimplasma-Theorie von Weismann eine rein metaphysische Molecular-Theorie ist, ohne eine Spur von empirischer Begründung. Die beifällige Aufnahme, welche dieselbe in weiten Kreisen gefunden hat, erklärt sich meiner Meinung nach einestheils durch die bestechende Form der Darstellung, anderntheils durch das mystische Element, welches ihren dualistischen und teleologischen Betrachtungen zu Grunde liegt; die große Mehrzahl der Biologen möchte immer noch im Organismus ein unbekanntes und undefinirbares „Inneres" entdecken, eine „zielstrebige Grundursache" — eine vitalistische „Causa finalis", welche unabhängig von allem „Aeußeren", von allen „Causae efficientes", den historischen Entwicklungsgang der organischen Welt bestimmt. Auch in dieser Auffassung, wie in allen großen Principien-Fragen der Biologie, erfreute ich mich seit 30 Jahren vollkommener Uebereinstimmung mit Fritz Müller; in einem seiner letzten Briefe äußert er in warmen Worten seine Anerkennung meiner Anschauungen: „Ich habe mich zu meiner Freude überzeugt, daß ich in allen wesentlichen Dingen mit Ihnen einverstanden bin, so namentlich auch in Betreff Weismann's jetzt so überkünstelter Theorie, mit der ich mich nie habe befreunden können." Aehnlich äußert er sich auch in anderen

Briefen, welche die großen Probleme der Vererbung und Anpassung, und die beständige Wechselwirkung dieser beiden Gestaltungs-Kräfte betreffen.

Die interessanten Versuche über „Die Mischlinge von *Ruellia formosa* und *silvaccola*“, welche Fritz Müller in seinem letzten, vorstehend gedruckten Aufsatz uns mitgetheilt hat, können auch mit Bezug auf die Frage der progressiven Vererbung verschieden beurtheilt werden. Sie scheinen mir aber, davon ganz abgesehen, in doppelter Hinsicht höchst bemerkenswerth. Erstens ist hier auf's Neue durch reine, einwandsfreie Versuche die wichtige Thatsache bestätigt, daß die Bastarde von zwei verschiedenen Arten sich als solche rein fortpflanzen können; und zweitens die wichtige (— auch nicht neue, aber oft noch von Autoritäten bestrittene —) Thatsache, daß diese Bastarde eine zweifach verschiedene Bildung zeigen, je nachdem die beiderlei Geschlechts-Producte gekreuzt werden. Noch interessanter aber erscheinen die geistreichen Betrachtungen, welche Fritz Müller in seinen kurzen Schlußsätzen an seine Beobachtungen anknüpft: „Wenn nun aber die Chromatophoren mit dem Keimplasma oder der Erbmasse der Phanerogamen ebenso wenig zu thun haben, wie z. B. die Zoochlorellen mit derjenigen der Süßwasser-Schwämme oder -Polypen, die ihnen ihre grüne Farbe verdanken, so möchte man fast die Phanerogamen für eine, den Flechten vergleichbare Lebensgemeinschaft erklären, in welcher grüne, assimilirende Phytomoneren dieselbe Rolle spielen, wie die Algen in den Flechten.“ In seinem letzten, an mich gerichteten Briefe (vom 7. Februar 1897) fügte er ähnlichen Betrachtungen noch die folgenden Sätze hinzu: „Die Chromatophoren verhalten sich genau, wie die Zoochlorellen von Hydra viridis: „„die Eier des Süßwasser-Polypen erhalten dieselben vom Mutterkörper (!!), so daß diese Aggregation von Alge und Thier sich erblich erhält.““ So könnte man in jeder grünen Pflanze eine Symbiose sehen zwischen plasmophagen nicht grünen und plasmodomen grünen Genossen. In der That sind ja Nachts alle Pflanzen ausschließlich plasmophag, und plasmodom auch bei Tage nur durch ihr Blattgrün.“ — Diese Auffassung von Fritz Müller trifft wiederum mit skeptischen Ansichten zusammen, welche ich mir im Laufe der letzten Jahre gebildet hatte, in Folge der Versuche im ersten Theile meiner Systematischen Phylogenie, betreffend die Stellung und Deutung der niedersten uns bekannten Pflanzenformen, der Chromaceen. Ich hatte dort diese „Niederste und älteste Gruppe der

bekannten Organismen der Gegenwart“ an den Anfang der Protophyten-Reihe gestellt und versucht, sie als Mittelstufe zwischen den hypothetischen Probionten und den einfachsten wirklich einzelligen Pflanzen zu erklären, den Algarien (*Paulosporaten*) und den Algetten (*Zoosporaten*); Systematische Phylogenie, Theil I, S. 96, 101 etc. — Da dieselben aber verschieden gedeutet werden und jedenfalls von höchstem phylogenetischen Interesse sind, möge es mir gestattet sein, hier noch einige bezügliche Bemerkungen einzuschalten.

Die Classe der Chromaceen (oder *Phycochromaceen*, auch *Schizophyceen* oder *Cyanophyten* genannt) ist schon deßhalb von größter Wichtigkeit, weil alle Versuche, in ihren sogenannten „Zellen“ einen Zellkern nachzuweisen, vergeblich geblieben sind. Erwägt man die fundamentale Bedeutung, welche bei allen echten, d. h. kernhaltigen Zellen der Nucleus für ihre Lebensthätigkeit und vor Allem für ihre Fortpflanzung besitzt, so erscheint es vollkommen unlogisch, diese Cytoden oder kernlosen Plastiden als „Zellen“ zu bezeichnen, und sie im botanischen System mit den echten „einzelligen Algen“, den *Algarien* und *Algetten* zu vereinigen — ebenso unlogisch und irreführend, wie die allgemein noch übliche Vereinigung aller dieser *Protophyten* mit den Algen, d. h. mit vielzelligen, Gewebe-bildenden *Metaphyten* (vergl. Systematische Phylogenie, Theil I, S. 93, 252, 270 etc.). Wenn die Botaniker noch heute fast allgemein den einzelligen Organismus der Protophyten mit dem Thallus der Algen confundiren, d. h. mit einem vielzelligen, aus Geweben zusammengesetzten Pflanzenkörper, so stehen sie noch heute auf derselben Stufe, welche die Zoologen seit 50 Jahren überwunden haben, seitdem sie den fundamentalen Unterschied zwischen dem einzelligen Organismus der Protozoen und dem vielzelligen Gewebe-Körper der übrigen Thiere verstehen lernten. Thatsächlich sind alle Chromaceen keine Zellen, und das gilt ebenso von den einfachsten Formen derselben, den *Chroococcaceen*, wie von den *Oscillarien* und *Nostocaceen*, welche catenale Coenobien bilden (Systematische Phylogenie, Theil I, S. 101). Die sogenannte „Zelle“ aller dieser Chromaceen ist eine kernlose Cytode, nicht gleichwerthig der echten (kernhaltigen) Zelle der übrigen Pflanzen, sondern vielmehr einer Chromatelle, oder einer sogenannten *Chromatophore* der grünen Pflanzen. (— Die übliche Bezeichnung Chromatophore für diese gefärbten Körper innerhalb der Pflanzenzellen ist deßhalb zu verwerfen, weil dieser Begriff schon längst in der Zoologie für die

ganzen Farbstoffzellen eingebürgert war; die echte *Chromatophore* ist stets eine Zelle; die *Chromatelle* hingegen ein Organell, ein Theil einer Zelle!! l. c. S. 72, 299 etc. —.) Nun verhalten sich aber die plasmodomen *Chromatellen* aller grünen Pflanzen genau so wie die einzelnen Individuen der einfachsten *Chromaceen*, der Chroococcaceen; es sind homogene, einen Farbstoff enthaltende Plasmakörner, welche Carbon assimiliren und sich durch Theilung vermehren. Ich war daher bei der Systematischen Phylogenie der Chromaceen (als Archephyten oder Phytomoneren) wohl zu dem Satze berechtigt: „Man könnte auch die ganze Cytode als ein Chromatell auffassen" (l. c. S. 102). Es liegt auf der Hand, daß diese Auffassung für die großen Probleme vom Anfang des organischen Lebens und von der ersten Entstehung echter Zellen höchst wichtig ist, mag sie richtig oder unrichtig sein. Daß ich mich aber in dieser Auffassung der vollen Zustimmung eines so kenntnißreichen, scharfsinnigen und kritischen Biologen, wie Fritz Müller erfreue, gereicht mir zur besonderen Genugthuung und scheint mir dieselbe mindestens der Beachtung werth zu machen.

Dasselbe gilt aber auch von einer viel wichtigeren Frage, von der philosophischen Frage, welche einheitliche Weltanschauung der moderne Naturforscher sich am Ende des 19. Jahrhunderts auf Grund der mühsam errungenen Naturerkenntniß bilden darf, und welche Stellung er auf Grund derselben gegenüber der Religion und den practischen Aufgaben der Sittenlehre einnehmen soll. Ich hatte meine persönliche Beantwortung dieser Frage, wie sie im Laufe eines Menschenalters allmählig gereift war, in meinem „Glaubensbekenntniß eines Naturforschers" gegeben, einer freien Gelegenheitsrede, die ich am 9. October 1892 in Altenburg gehalten hatte. Sie erschien als Broschüre unter dem Titel: „Der Monismus als Band zwischen Religion und Wissenschaft" (Bonn 1892); da 6 Auflagen derselben im Laufe von 6 Monaten erschienen, ist wohl anzunehmen, daß sie dem philosophischen Einheits-Bedürfniß vieler Gebildeten entgegenkam. Fritz Müller antwortete mir auf deren Zusendung am 28. März 1893 Folgendes: „Ihr religiöses Glaubens-Bekenntniß, das Sie so frisch und rückhaltlos in die Welt hinausrufen, so lichtvoll und überzeugend begründen, ist mir eine wahre Erquickung gewesen. Es ist ja im Wesentlichen das aller gebildeten, d. h. naturwissenschaftlich gebildeten Männer unserer Zeit. Aber was frommt es, wenn diese sich begnügen, still für sich zu dieser, mit

den herrschenden Staats-Religionen unverträglichen Weltanschauung fortgeschritten zu sein. — Möge Ihre Saat auf fruchtbaren Boden fallen! Es scheint ja, trotz der herrschenden Gleichgültigkeit gegen religiöse Fragen, in immer weiteren Kreisen das Bedürfniß gefühlt zu werden, aus der jetzigen Versumpfung herauszukommen und die Vormundschaft der Kirche los zu werden." — Auch in anderen Briefen hat Fritz Müller wiederholt seine volle Zustimmung zu den Grundlehren unserer monistischen Philosophie ausgesprochen. Dieselbe reine Ueberzeugungstreue und furchtlose Wahrheitsliebe, die ihn 1852 zur Auswanderung aus dem Deutschen Vaterlande zwang, hat er auch in Brasilien bis zu seinem Ende, 45 Jahre hindurch bewahrt.

Aber auch dem Deutschen Vaterland selbst, das er nie wiedersah, hat er bis zuletzt die alte Liebe und Treue bewahrt. Gleich allen patriotischen Deutschen, die viele Jahre im Auslande lebten, hatte er für die Wiedergeburt des Deutschen Reiches das lebendigste Interesse und hegte die aufrichtigste Bewunderung für den großen Kanzler, der mit unvergleichlicher Staatskunst — trotz aller Hindernisse — den Deutschen Namen auf dem ganzen Erdenrunde endlich wieder zu Ehren gebracht hatte. Als Fritz Müller für Zusendung des Monismus dankte, schrieb er mir (im März 1893): „Daß ich in allen wesentlichen Punkten Ihnen vollständig zustimme, brauche ich wohl kaum zu sagen. So vor Allem auch in Ihrem Urtheil über Bismarck. Mögen in Deutschland viele kleine Leute an dem großen Manne mäkeln, — wir Deutschen im Auslande können nie vergessen, wie durch ihn das Ansehen des Deutschen Namens in unvergleichlicher Weise gehoben wurde; — wir fühlen das jetzt um so mehr, wo der „Neue Curs" es wieder so erfolgreich untergräbt."

Alles in Allem genommen, war Fritz Müller nicht nur ein Beobachter ersten Ranges und ein selten klarer Denker, sondern auch ein überaus anspruchsloser Mensch, und ein Deutscher Mann von edelstem und reinstem Character. Um so mehr ist es zu bedauern, daß seine seltene Kraft dem Deutschen Vaterlande so frühzeitig verloren ging. Denn das ist wohl unzweifelhaft, daß er als Forscher und Lehrer hier noch ungleich Größeres für die Wissenschaft geleistet haben würde, als ihm in Brasilien möglich war. Kostbare Jahre hat er dort als Farmer im Kampfe um das tägliche Brot verloren. Die weite Entfernung von allen Heerden höheren Geisteslebens, wie die Entbehrung vieler litterarischer und anderer Hülfsmittel, erschwerten ihm die Arbeit sehr. Aber die-

selben Umstände, die ihn 1852 in die freiwillige Verbannung trieben, haben ja seit Jahrhunderten dem Deutschen Vaterlande unzählige tüchtige Kräfte entzogen. Neuerdings hat man alle patriotischen Männer, welche gründliche Reformen unserer politischen und socialen Zustände erstreben, als „Nörgler" bezeichnet und ihnen den guten Rath ertheilt, das neue Deutsche Reich zu verlassen. Wir unserseits hegen den entgegengesetzten Wunsch und hoffen, daß solche tüchtige, ehrenhafte und wahrheitsliebende Männer, wie Fritz Müller, auch unter den widrigen byzantinischen Verhältnissen der Gegenwart tapfer ausharren und dem Dienste des Vaterlands erhalten bleiben.

„Desterro", d. h. „Verbannung", hieß der Ort, an dessen Strande Fritz Müller seine besten Jahre im Genusse des Oceans und in der Erforschung seiner Schätze verlebte. Da der Familien-Name Müller in Deutschland so vielen hervorragenden Gelehrten gemeinsam ist, so mag das Andenken an unseren edlen Freund als Fritz Müller-Desterro unter uns fortleben. Möge sein leuchtendes Vorbild noch vielen Deutschen Naturforschern als das Muster eines idealen Mannes vorschweben, gleich ausgezeichnet durch die unermüdliche Verwerthung seiner seltenen Talente, wie durch seine außerordentliche Uneigennützigkeit, seine unbestechliche Wahrheitstreue und die Reinheit seines fleckenlosen Characters.

Ueber elektrische Ströme, welche durch Röntgen'sche X-Strahlen erzeugt werden[1].

Von

A. Winkelmann in Jena.

Mit 4 Figuren.

1) Bald nach Entdeckung der Röntgen-Strahlen wurde konstatiert, daß diese befähigt sind, elektrisierte Leiter zu entladen, und zwar fand sich, daß sowohl positive als auch negative Ladungen durch die Strahlen fortgeführt wurden.

Während hierüber alle Forscher einig sind, hat sich über den endlichen Zustand eines von den X-Strahlen getroffenen Körpers eine Uebereinstimmung nicht ergeben. So finden Sella und Majorana[2]) als Endresultat eine positive Ladung; ebenso Righi[3]); Lusana und Cinelli[4]) finden das Endpotential durch Bestrahlung gleich 0,44 Volt, unabhängig von der Stärke des erregenden Stromes und der Natur des durchstrahlten Mittels. Dagegen geben Benoist und D. Hurmurescu[5]) an, daß keine neue nachweisbare Ladung entsteht, wenn positiv oder negativ elektrische Körper durch Strahlen entladen sind; auch nach Porter[6]) wird eine isolierte Messingscheibe unter dem Einfluß der X-Strahlen nicht elektrisch, und nach Perrin[7]) rufen die X-Strahlen keine positive Ladung hervor.

---

1) Im Auszuge vorgetragen in der Med.-naturwissenschaftl. Gesellschaft in Jena am 14. Mai 1897.

2) Sella und Majorana, Beibl. 1896, p. 417.

3) Righi, Beibl. 1896, p. 451.

4) Lusana und Cinelli, Beibl. 1896, p. 661.

5) Benoist und D. Hurmurescu, Beibl. 1896, p. 455.

6) Porter, Beibl. 1896, p. 716.

7) Perrin, Beibl. 1896, p. 717.

2) Die hier kurz charakterisierte Differenz in den Angaben über die elektrische Wirkung der X-Strahlen war die Veranlassung zu der folgenden Arbeit.

Wenn die Metalle durch die X-Strahlen elektrisch erregt werden, so muß es mit geeigneten Mitteln möglich sein, dauernde elektrische Ströme durch dieselben zu erzielen. Es wurden deshalb die ersten Versuche nicht mit dem Elektrometer angestellt, sondern mit einem Schwingungsgalvanometer in Verbindung mit einem Kondensator, d. h. es wurde versucht, durch die Wirkung der X-Strahlen einen Kondensator zu laden und die Größe dieser Ladung durch ein Schwingungsgalvanometer, durch welches der Kondensator entladen wurde, zu messen. Diese Versuche zeigten, daß die Metalle sich verschieden verhalten und daß sie, unter sich verschieden, bis zu einem gewissen Potentiale geladen werden.

An diese Versuche schlossen sich solche mit dem Elektrometer; dieselben zeigten, daß unter den eingehaltenen Versuchsbedingungen zwischen den Metallen annähernd eine Beziehung besteht, welche dem Spannungsgesetz der Metalle entspricht.

Endlich wurden dauernde elektrische Ströme, bis zu $5{,}7 \cdot 10^{-9}$ Amp., mit einem aperiodischen Galvanometer nachgewiesen; im weiteren Verlaufe wurde der elektrische Widerstand der Luft bestimmt und die elektromotorische Kraft zwischen zwei Metallplatten nach verschiedenen Methoden gemessen.

Zum Schluß ist unter der Voraussetzung, daß die Luft durch die X-Strahlen in Jonen zerlegt wird, für die Zahl der zerlegten Moleküle im Verhältnis zur Gesamtzahl der Moleküle in der Volumeneinheit eine untere Grenze berechnet.

Die Arbeit ist geordnet nach den Methoden, welche zur Anwendung kamen.

I. Untersuchungen mit Kondensator und Schwingungsgalvanometer.

3) Die Anordnung der Versuche war folgende. In einem großen Holzkasten *HH* — 2 m hoch, 1,4 m breit, 1,6 m tief —, der auf seiner ganzen Oberfläche mit Zinkblech beschlagen war stand der Induktionsapparat[1]) *J* und ein zweiter Kasten *PP*

---

1) Der Induktionsapparat hatte 50 cm maximale Schlagweite; er wurde mit 10 Accumulatoren betrieben; der primäre Strom hatte eine mittlere Stromstärke von 3 Amp.

50 cm hoch, 35 cm breit und tief, der mit 1,3 mm dicken Bleiplatten beschlagen war. Letztere hatten bei *RR* eine runde Oeffnung von 22 cm Durchmesser. Dieser Oeffnung entsprechend war das Zinkblech des Kastens *HH* ebenfalls fortgenommen. In dem Bleikasten befand sich die Röntgen-Röhre[1]); die Zuleitung zum Induktionsapparat wurde durch Drähte vermittelt, die in dicken, die Wände durchsetzenden Glasröhren lagen. Die Oeffnung *RR* konnte durch verschiedene Metalle geschlossen werden. Das Zinkblech des Kastens war, ebenso wie das Verschlußblech von *RR*, zur Erde abgeleitet. Diese Anordnung blieb im Folgenden unverändert.

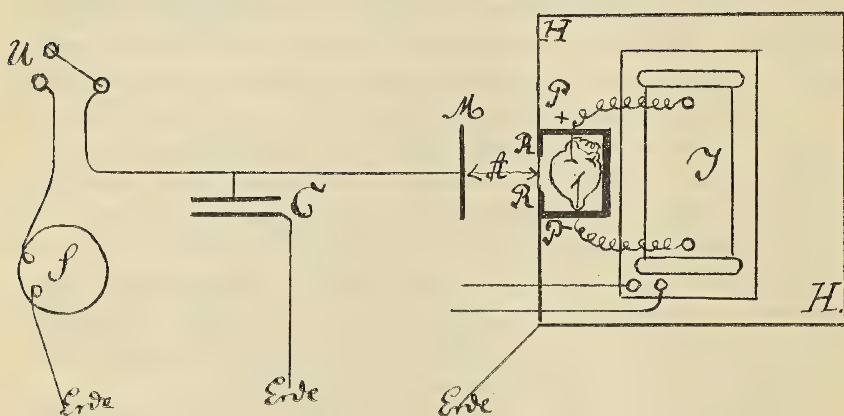


Fig. 1.

Bei der Anwendung des Schwingungsgalvanometers wurde zunächst der Oeffnung *RR* gegenüber, die durch ein dünnes Metallblech geschlossen war, eine Metallplatte *M* isoliert aufgestellt; von *M* führte ein Draht zu einem Glimmerkondensator *C* von 1 Mikrofarad. Der Kondensator wurde 1 Minute lang durch die Wirkung der Röntgen-Strahlen geladen und dann durch das Schwingungsgalvanometer *S* nach dem System Deprez-d'Arsonval entladen. Der Unterbrecher *U* diente zur Unterbrechung der Leitung.

Die Empfindlichkeit des Galvanometers war anfangs folgende: 1 Mikrofarad, auf 0,032 Volt geladen, gab bei der Entladung durch das Schwingungsgalvanometer 1 Teilstrich = 2 cm Ausschlag; später war die Empfindlichkeit größer.

---

1) Die Röntgen-Röhren mit Platinblech wurden von E. Gundelach in Gehlberg (Thüringen) geliefert; dieselben zeichneten sich durch eine langdauernde Gleichmäſsigkeit ihrer Wirkung aus.

Versuch No. 1. *RR* durch eine Aluminiumscheibe von 0,1 mm geschlossen.

Metall *M*: Zinkplatte, 20 cm Durchmesser,
Abstand A der Platte von *RR* etwa 1 cm,
Ablenkung: —3,2 Doppelcm.

Versuch No. 2. Abstand A 3,5 cm,
Ablenkung: —0,6

Das Platinblech der Röntgen-Röhre hatte 9 cm Abstand von *RR*, so daß bei Versuch No. 1 die Zinkplatte 10 cm vom Platinblech abstand, bei No. 2 12,5 cm. Die starke Abnahme der Ablenkung von —3,2 auf —0,6 beweist, daß nicht das Platinblech unmittelbar wirkt, sondern läßt vermuten, daß wahrscheinlich die Wirkung vom Aluminiumblech in *RR* ausgeht.

Um dies zu untersuchen, wurde das Aluminiumblech durch ein Kupferblech, etwa 0,1 mm dick, ersetzt.

Versuch No. 3. Metall *M*: Zinkplatte,
Abstand A etwa 1 cm,
Ablenkung: —6,0.

Obschon das Kupferblech die X-Strahlen in schwächerem Maße durchläßt, als das Aluminiumblech, ist doch die Wirkung stärker, wenn die Oeffnung *RR* durch Kupfer geschlossen ist. Den Einfluß der verschiedenen Durchlässigkeit kann man dadurch eliminieren, daß die Oeffnung *RR* durch zwei sich berührende Metallbleche von Aluminium und Kupfer verschlossen wird und daß man bei den Versuchen ein Mal das Kupfer, das andere Mal das Aluminium nach außen stehen läßt.

Versuch No 4. Metall: Zinkplatte,
Kupfer außen; Aluminium außen.
Ablenkung: —6,0 —2,4.

Hierdurch ist also bewiesen, daß je nachdem Kupfer oder Aluminium der Zinkplatte gegenüber steht, die Wirkung der X-Strahlen beträchtlich verschieden ist.

Um dem Einwand zu begegnen, daß eine andere als die Wirkung der X-Strahlen die Ablenkungen hervorgebracht habe, wurde die Oeffnung *RR* durch eine Bleiplatte bedeckt und der Kondensator ebenso wie früher 1 Minute lang mit der Zinkplatte verbunden; das Galvanometer zeigte dann keine Ablenkung.

Wird der Abstand A vergrößert, so nimmt der Ausschlag, wie schon angegeben, schnell ab; war A gleich 7 cm, so ließ sich ein Ausschlag kaum noch wahrnehmen.

4) Wenn die unmittelbare Wirkung von *RR* ausgeht, so wird

auch bei größerem Abstand A wieder ein deutlicher Ausschlag zu erwarten sein, sobald zwischen der Metallplatte M und der Oeffnung RR nahe an M eine abgeleitete, für Röntgen-Strahlen durchlässige Metallplatte gesetzt wird. Dementsprechend wurde folgende, aus Fig. 2 ersichtliche Anordnung getroffen, wobei RR durch Aluminiumscheibe geschlossen war.

Versuch No. 5.

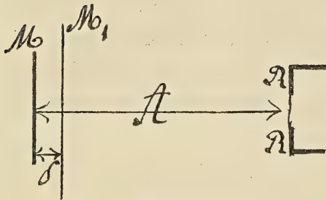


Fig. 2.

Metall M: Aluminiumplatte, 20 cm Durchmesser,
Metall M_1: Stanniol auf Karton geklebt, die Stanniolseite nach M gewandt,
Abstand = A 9 cm,
δ = Abstand von M_1 und M,
M mit Kondensator, M_1 mit Erde verbunden,

δ	Ausschlag
0,6 cm	—4,6 Doppelcm.
3,0 „	—0,5 „

Versuch No. 6. Die Anordnung die gleiche wie bei Versuch No. 5, nur war der Karton mit Stanniol umgedreht, so daß die Stanniolseite von M abgewandt war.

δ = 0,6 cm Ausschlag: —0,7.

Die Versuche No. 5 und 6 beweisen, daß die starke Wirkung nur dann eintritt, wenn zwischen M und M_1 sich kein Karton befindet. Bei hinreichend großem Abstand A (etwa 20 cm) bleibt die Größe des Ausschlages unverändert, wenn die Aluminiumscheibe, die die Oeffnung RR verschließt, durch eine andere dünne Metallscheibe ersetzt wird; der Ausschlag hängt in diesem Falle allein von den Metallen M und M_1 ab.

5) Im Folgenden ist eine Zusammenstellung von Resultaten für verschiedene Metalle gegeben. Für M_1 wurden dünne (etwa 0,1 mm dicke) Metall*scheiben* (25 × 25 cm) gewählt, für M dickere (3—5 mm dicke) Metall*platten*. Die Metalle wurden abwechselnd mit dem Kondensator und dem Galvanometer resp. der Erde verbunden, so daß, wenn M_1 mit der Erde verbunden war, M an den Kondensator gelegt wurde, und umgekehrt.

RR durch Aluminium geschlossen.

Der Abstand A war etwa 21 cm.

„ „ δ „ „ 0,5 „

Tabelle I.

Verbunden mit			Verbunden mit		
Erde	Galvanometer	Ausschlag	Erde	Galvanometer	Ausschlag
Cu.-Platte	Cu.-Scheibe	+0,1	Cu.-Scheibe	Cu.-Platte	—0,1
Zink-Platte	„	+3,5	„	Zinkplatte	—3,8
Al.-Platte	„	+3,5	„	Al.-Platte	—3,4
Cu.-Platte	Zink-Scheibe	—2,3	Zink-Scheibe	Cu.-Platte	+2,2
Zink-Platte	„	+1,6	„	Zinkplatte	—1,7
Al.-Platte	„	+1,2	„	Al.-Platte	—1,1
Cu.-Platte	Al.-Scheibe	—1,6	Al.-Scheibe	Cu.-Platte	+1,5
Zink-Platte	„	+2,0	„	Zinkplatte	—2,1
Al.-Platte	„	+1,2	„	Al.-Platte	—1,2

Das Vorzeichen in den Ausschlägen der vorstehenden Tabelle giebt gleichzeitig die Art der Erregung an. Steht z. B. der Zinkplatte eine Cu.-Scheibe gegenüber, so wird durch die Wirkung der RÖNTGEN-Strahlen die Cu.-Scheibe positiv elektrisch, wenn die Zinkplatte abgeleitet ist; die Zinkplatte wird negativ elektrisch, wenn die Cu.-Scheibe abgeleitet ist.

6) Wenn aber das zweite Metall nicht zur Erde abgeleitet ist, so ist die Wirkung minimal; so wurde für die Zinkscheibe ein Ausschlag von —0,05 gefunden, wenn die gegenüberstehende Cu.-Platte isoliert war; dagegen, wie aus der obigen Tabelle hervorgeht, —2,3, wenn die Cu.-Platte zur Erde abgeleitet war.

Ersetzt man bei *RR* die Aluminiumscheibe, welche den Kasten verschließt, durch eine Bleiplatte, die die RÖNTGEN-Strahlen nicht durchläßt, so werden keine Ablenkungen beobachtet; hiermit ist der Beweis geliefert, daß in der That die X-Strahlen die Ablenkungen hervorrufen.

7) Wie aus der Tabelle I hervorgeht, hängt die Art und Stärke der Elektrisierung, die bei der gegebenen Anordnung ein Metall durch die X-Strahlen erfährt, von dem zweiten Metalle ab, welches abgeleitet dem ersten gegenübersteht. So wird die Zinkscheibe negativ, wenn eine abgeleitete Cu.-Platte gegenübersteht, aber positiv (und zwar schwächer), wenn eine Zink- oder Aluminiumplatte abgeleitet gegenübersteht. Stehen zwei gleiche Metalle gegenüber, so ist die Wirkung ebenfalls im allgemeinen von Null verschieden; es beruht dies vermutlich auf der verschiedenen Oberflächenbeschaffenheit der beiden Stücke. Die Scheiben waren gewalzte Metallbleche, während die Platten abgedrehte und geglättete Stücke waren. Beim Kupfer ist die

Wirkung zwischen Scheibe und Platte am geringsten; dies hat sich mehrfach mit verschiedenen Stücken bestätigt.

8) Läßt man unter Wirkung der X-Strahlen den Kondensator länger als 1 Minute laden, so wächst die Ladung. Dieses Wachstum erfolgt aber nicht proportional der Ladungszeit, sondern langsamer, so daß die Ladung mit wachsender Zeit sich einer Grenze nähert. Im Folgenden ist eine Beobachtungsreihe angegeben, bei der die Ladungszeiten von 0,5 bis 4 Minuten wachsen. Der Kondensator hatte eine Kapacität von 0,5 resp. 1 Mikrofarad. Die Empfindlichkeit des Schwingungsgalvanometers ist dadurch charakterisiert, daß die Entladung des Kondensators von 0,5 Mikrofarad, der bis 1 Volt geladen war, einen Ausschlag von 38 Doppelcm. hervorbrachte. Das Metall M_1 war Aluminium, M Kupfer, der Abstand A = 20 cm, δ = 0,5 cm.

Kapacität des Kondensators = 0,5 Mikrofarad			Kapacität des Kondensators = 1,0 Mikrofarad		
Zeit der Ladung in Min.	Ausschlag in Doppelcm.		Zeit der Ladung in Min.	Ausschlag in Doppelcm.	
	beobachtet	berechnet		beobachtet	berechnet
0,5	1,98	2,08	1	4,16	4,16
1,0	3,90	3,94	2	7,86	7,88
1,5	5,57	—			
2,0	6,81	7,01			
3,0	9,39	—			
4,0	11,34	11,29			

Es lassen sich die Ausschläge in folgender Weise berechnen. Dieselben sind proportional den Elektricitätsmengen Q, welche im Kondensator aufgespeichert sind und durch das Galvanometer entladen werden; im Folgenden sind die Ausschläge den Elektricitätsmengen gleich gesetzt. Die während der Wirkung der Röntgen-Strahlen von der Platte zum Kondensator in der Zeit dt übergehende Elektricitätsmenge dQ ist proportional der Potentialdifferenz (V—P) von Platte und Kondensator, so daß

$$dQ = a\,(V-P)\,dt.$$

Das Potential P des Kondensators zur Zeit t ist

$$P = \frac{Q}{C}$$

wenn C die Kapacität des Kondensators darstellt. Daher hat man

$$dQ = a\left(V - \frac{Q}{C}\right)dt$$

Daraus erhält man durch Integration, indem man beachtet, dass zur Zeit $t = 0$ auch $Q = 0$ ist,

$$Q = V \, . \, C \left\{ 1 - e^{-\frac{a}{C} \, . \, t} \right\}$$

Setzt man $e^{-a} = z$, so wird

$$Q = V \, . \, C \left(1 - z^{\frac{t}{C}} \right)$$

V und z lassen sich aus zwei Wertepaaren berechnen; es sind hierzu die Wertepaare

$$t = 1{,}5 \qquad Q = 5{,}57$$
$$t = 3{,}0 \qquad Q = 9{,}39$$

benutzt. Hiermit wird

$$V = 35{,}94$$
$$\log z = 0{,}94628 - 1$$

Berechnet man hiermit die Werte Q, so findet man die als „berechnet" bezeichneten Werte der Ausschläge.

Nach der obigen Formel wird der Grenzwert von Q für $t = \infty$

$$Q = V \, . \, C \quad \text{oder für } C = \tfrac{1}{2}$$
$$Q = 17{,}97.$$

Dieser Menge entspricht, nach der oben verzeichneten Angabe über die Empfindlichkeit, das Potential

$$\frac{17{,}97}{38} = 0{,}47 \text{ Volt,}$$

d. h. die Platte wird durch die Röntgen-Strahlen unter den angegebenen Bedingungen bis 0,47 Volt im Maximum geladen; die Ladung, welche nach 4 Minuten beobachtet wurde, war nur

$$\frac{11{,}34}{38} = 0{,}3 \text{ Volt.}$$

Um zu erfahren, ob der Wert 0,47 Volt, welcher aus den Beobachtungen durch Extrapolation berechnet wurde, annähernd richtig ist, wurde das Potential der Platte unter gleichen Bedingungen wie vorher mit dem Elektrometer gemessen; es ergab sich hierbei 0,49 Volt. Da man die Potentiale der Platten schneller und sicherer mit dem Elektrometer erhält, wurde dieses bei den folgenden Versuchen benutzt.

II. Versuche mit dem Electrometer.

9) Die Anordnung des Kastens *HH* und des Kastens *PP* mit der Röntgen-Röhre blieb unverändert wie bei den vorigen Versuchen. Um den äußeren Einfluß möglichst konstant zu erhalten und um ferner die X-Strahlen nicht in das Zimmer eindringen zu

lassen, wurde vor die Oeffnung *RR*, die jetzt nur 10 cm Durchmesser hatte, ein Holzkasten gesetzt, der von allen Seiten geschlossen war, mit Ausnahme der Seite, die nach *RR* gerichtet war. Dieser Kasten war überall mit Bleiplatten von 1,3 mm Dicke belegt. An der hinteren Wand, gegenüber *RR*, befanden sich zwei kleine Oeffnungen, durch welche Glasröhren geführt waren. In diesem Kasten wurden Metallbleche, 10,5 × 10,5 cm, mit Siegellack an Glas befestigt, isoliert aufgestellt; die Metallbleche wurden mit Drähten des gleichen Metalls verbunden und letztere durch die Glasröhren nach außen geleitet.

Zur Untersuchung diente ein Quadrantelektrometer; das eine Quadrantenpaar und die Hülle waren zur Erde abgeleitet, das andere Quadrantenpaar wurde mit dem zu untersuchenden Metallblech verbunden. Die Zuleitung zum Elektrometer, welches 5,5 m vom Kasten *HH* entfernt stand, geschah mittelst eines Kupferdrahtes, der isoliert durch ein zur Erde abgeleitetes Kupferrohr geführt war. Der neue Bleikasten wurde ebenso wie der Kasten *HH* und das Verschlußblech bei *RR* zur Erde abgeleitei,

10) Zunächst wurde der Einfluß untersucht den das Verschlußblech *RR* etwa ausübt. Unter Hinweis auf die Zeichnung Fig. 2 war das

Metall M_1 (Kupfer = Cu_a) von *RR* 9 cm entfernt,
" M (Aluminium = Al_c) " M 1 " " .

Beide Metalle befanden sich in dem obengenannten Bleikasten (in der Figur nicht gezeichnet); eins der beiden Metalle wurde zum Elektrometer, das andere zur Erde abgeleitet.

RR durch Cu geschlossen	*RR* durch Cu und Al_c geschlossen, so daß Al_c nach außen stand
Versuch No. 7. Al_c — 0,387 Volt;	Versuch No. 9. Al_c —0,387 Volt
" " 8. Cu_a + 0,374 "	" " 10. Cu_a +0,387 "

Diese Beobachtungen zeigen, daß für Aluminium es ohne Einfluß ist, ob der Kasten bloß mit Cu oder mit Cu + Al geschlossen ist; für Kupfer ist dagegen der Wert im zweiten Falle etwas größer.

11) Die beiden folgenden Versuche sollen den event. Einfluß der Entfernung ermitteln. Der Abstand des Metalls M_1 (Cu_a) von *RR* war 19 cm, von M (Al_c) war 1 cm. *RR* war durch Cu geschlossen.

Versuch No. 11. Al_c —0,384 Volt, Versuch No. 12. Cu_a +0,374 Volt.

Die Versuchsresultate No. 11 und 12 stimmen mit No. 7 und 8 fast vollständig überein, so daß ein Einfluß der Entfernung innerhalb der oben angegebenen Grenzen nicht nachweisbar ist.

12) Ferner wurde die Wirkung der Kontaktpotentialdifferenzen untersucht. Zu dem Zwecke wurde wieder die eine Platte zur Erde abgeleitet, während die andere mit dem Elektrometer verbunden wurde. Ohne Wirkung der Röntgen-Strahlen ergaben sich folgende Resultate:

RR durch Cu geschlossen; Abstände wie bei No. 7—10.

	Volt	Zeit in Sek. nach der Verbindung		Volt	Zeit in Sek. nach der Verbindung
Cu_a	+ 0,016	20	Al_c	+ 0,015	20
	+ 0,020	40		+ 0,025	40
	+ 0,021	60		+ 0,037	60

Untersucht man unter Wirkung der Röntgen-Strahlen in gleicher Weise die Ablenkung als Funktion der Zeit, so erhält man

	Volt	Zeit in Sek. nach der Verbindung
Al_c	— 0,387	20
	— 0,387	40
	— 0,387	60

Wenn die Röntgen-Strahlen wirksam sind, ist also bereits nach 20 Sekunden das Potential konstant; ferner geben die einzelnen Versuche gut übereinstimmende Werte. Ohne Wirkung der Röntgen-Strahlen wächst dagegen der Ausschlag längere Zeit und ist auch für verschiedene Versuche nicht übereinstimmend. Im Folgenden sind die direkt beobachteten Resultate angegeben, wenn die X-Strahlen zur Geltung kamen.

13) Für je zwei Metalle M und M_1 sind folgende Beobachtungen angestellt.

a) M_1 steht der Oeffnung RR zunächst, dann folgt, etwas weiter von RR, das Metall M.

a_1) M_1 mit Elektrometer, M mit Erde verbunden.
a_2) M_1 mit Erde, M mit Elektrometer verbunden.
a_3) M_1 mit Elektrometer verbunden, M isoliert.
a_4) M_1 isoliert, M mit Elektrometer verbunden.

b) M_1 und M sind miteinander vertauscht, sodaß M der Oeffnung RR zunächst steht.

b_1, b_2, b_3, b_4 vier Beobachtungen, den obigen entsprechend.

Es wurden die Kombinationen an fünf verschiedenen Metallblechen untersucht, und zwar wurden benutzt: ein Kupferblech, zwei Zinkbleche (mit Zk_a und Zk_b bezeichnet) und zwei Aluminiumbleche (mit Al_a und Al_b bezeichnet).

Die Beobachtungen ergaben zunächst Folgendes: Wurde ein Metall der Wirkung der Röntgen-Strahlen ausgesetzt und dieses mit dem Elektrometer verbunden, während das andere isoliert war, so ergaben sich Potentiale, welche sich nicht viel änderten, wenn das isolierte Metall durch ein anderes ersetzt wurde. So fand man z. B. für Zk_a die Ausschläge — 1,65; — 1,69; — 1,77; — 1,56, wenn nacheinander Cu_a, Zk_b, Al_a, Al_b isoliert dem Metall Zk_a gegenüberstanden. Wurden zwei Metalle vertauscht, so hatte auch dies auf das beobachtete Potential nur einen geringen Einfluß.

Die Beobachtungen wurden für alle Kombinationen so angestellt, daß der Abstand des ersten Metalls von *RR* etwa 9 cm, der Abstand des zweiten Metalls vom ersten etwa 0,8 cm war; die Oeffnung *RR* war durch ein Kupferblech geschlossen.

Die verschiedenen Metalle lieferten folgende Mittelwerthe, wenn das zweite Metall isoliert war.

Tabelle II.

Cu_a	+ 0,100	Volt
Zk_a	— 0,222	„
Zk_b	— 0,234	„
Al_a	— 0,114	„
Al_b	— 0,186	„

Wurde das zweite Metall zur Erde abgeleitet, so ergaben sich folgende Resultate für die einzelnen Metalle:

Tabelle III.

Mit dem Elektrometer verbunden	Zur Erde abgeleitet	Potential in Volt beobachtet	Potential in Volt berechnet
Cu_a	Zk_a	+ 0,294	+ 0,322
„	Zk_b	+ 0,321	+ 0,334
„	Al_a	+ 0,190	+ 0,214
„	Al_b	+ 0,289	+ 0,286
Zk_a	Cu_a	— 0,308	— 0,322
„	Zk_b	+ 0,003	+ 0,012
„	Al_a	— 0,138	— 0,108
„	Al_b	— 0,029	— 0,036
Zk_b	Cu_a	— 0,324	— 0,334
„	Zk_a	— 0,056	— 0,012
„	Al_a	— 0,142	— 0,120
„	Al_b	— 0,050	— 0,048
Al_a	Cu_a	— 0,199	— 0,214
„	Zk_a	+ 0,094	+ 0,108
„	Zk_b	+ 0,101	+ 0,120
„	Al_b	+ 0,073	+ 0,072
Al_b	Cu_a	— 0,326	— 0,286
„	Zk_a	— 0,009	+ 0,036
„	Zk_b	+ 0,011	+ 0,048
„	Al_a	— 0,122	— 0,072

14) In der vorstehenden Tabelle sind unter „berechnet" die Werte angegeben, die aus den Differenzen der Tabelle II gebildet wurden. Wie man sieht, stimmen diese berechneten Werte mit den beobachteten ziemlich überein. Würde die Uebereinstimmung eine vollkommene sein, so wäre für die Metalle das Gesetz der Spannungsreihe unter Wirkung der Röntgen-Strahlen nachgewiesen. Die Vorzeichen der Werte „beobachtet" und „berechnet" stimmen überall bis auf die Kombination Al_b, Zk_a. Es läßt sich ein wichtiger Grund für die nicht vollständige Uebereinstimmung angeben. Wie die Werte für Zk_a und Zk_b und noch mehr die Werte für Al_a und Al_b zeigen, ist die Größe der Potentialdifferenz für nominell gleiche Metalle durchaus nicht gleich. Daher ist es unwahrscheinlich, daß die beiden Seitenflächen eines Metallbleches in gleicher Weise wirksam sind; infolgedessen werden Differenzen bei den Beobachtungen auftreten, sobald die Stellung der Bleche gegenüber den X-Strahlen oder gegenüber dem zweiten Metall umgekehrt wird. Vermutlich würde die Uebereinstimmung eine größere werden, wenn dieser Einfluß eliminiert würde. — Es mag noch hervorgehoben werden, daß die beobachteten Werte nur für die untersuchten Metallstücke und für die in Anwendung gebrachte Anordnung (Bleikasten) Geltung haben.

III. Versuche mit dem aperiodischen Galvanometer; Nachweis dauernder elektrischer Ströme, welche durch X-Strahlen erzeugt werden.

15) Nach den Versuchen in I und II war zu erwarten, daß unter Wirkung der X-Strahlen dauernde elektrische Ströme erhalten würden. Um diese nachzuweisen, wurde ein aperiodisches Galvanometer nach dem System von Deprez-d'Arsonval benutzt; dasselbe gab bei 3,05 m Abstand von Spiegel und Skala für $3{,}3 \cdot 10^{-10}$ Amp. einen Ausschlag von 1 mm.

Die Oeffnung *RR* von 22 cm Durchmesser wurde durch ein dünnes Aluminiumblech geschlossen. In einem Abstande von 10 cm stand eine Aluminiumscheibe (21 $\times$ 24 cm) und hinter dieser in verschiedenen Abständen δ eine Kupferplatte von 19,5 cm Durchmesser; die beiden Metalle wurden mit dem Galvanometer verbunden. Die beobachteten Ablenkungen, welche, wie bemerkt werden mag, dauernd erhalten blieben, waren folgende:

Tabelle IV.

Abstand δ der beiden Metalle in cm	Ausschlag α des Galvanometers in mm	Produkt $\delta \cdot \alpha$
0,5	5,6	2,8
1,0	3,0	3,0
2,0	1,3	2,6
4,0	0,6	2,4
8,0	0,3	2,4
16,0	0,2	3,2
0,5	5,8	2,9

Die Ausschläge α sind den Abständen δ in etwa umgekehrt proportional; die Abweichung zeigt die letzte Reihe, welche das Produkt $\delta \cdot \alpha$ angiebt. Würde die Proportionalität genau zutreffen, so würde der Widerstand der zwischen den beiden Platten enthaltenen Luftschicht proportional der wachsenden Dicke zunehmen, vorausgesetzt, daß man die elektromotorische Kraft als konstant betrachten darf (vgl. 20). Die Anordnung der Versuche gestattete keine genaue Messung des Abstandes δ, und deshalb sind die Versuche mit besseren Mitteln zu wiederholen.

Schaltet man die Metalle um, so wird der Galvanometerausschlag entgegengesetzt.

Verschließt man die Oeffnung *RR* des Kastens durch eine Bleiplatte, so wird der Ausschlag Null.

Leitet man nur eins der beiden Metalle zum Galvanometer und dieses zur Erde, läßt dagegen das andere Metall isoliert, so wird der Ausschlag Null.

Die beiden Metalle verhalten sich hiernach, wenn sie von Röntgen-Strahlen getroffen werden, wie die Pole eines Elements.

16) Es lag nahe, durch Kombination mehrerer Metallschichten die Wirkung am Galvanometer zu verstärken. Zu dem Zwecke wurden abwechselnd mehrere Aluminiumscheiben und Kupferscheiben aufeinander gelegt und sämtliche Scheiben durch dünne Glimmerblätter isoliert. Dann wurden die Aluminiumscheiben unter sich und ebenso die Kupferscheiben unter sich metallisch verbunden. Es zeigte sich aber, daß diese Kombination nur eine geringe Wirkung am Galvanometer hervorbrachte. Die Ursache hierfür lag in den Glimmerblättern. Denn als bei der anfänglichen Anordnung mit nur e i n e r Aluminiumscheibe und e i n e r Kupferplatte ein Glimmerblatt zwischen die beiden Metalle geschoben wurde, sank der Galvanometerausschlag auf den fünften Teil des ursprünglichen Betrages. Hiernach ist anzunehmen, daß der Glimmer, welcher bei der angewandten Dicke den Durchgang der Röntgen-Strahlen kaum beeinflußt, deshalb

unvorteilhaft wirkt, weil durch ihn die Kommunikation der Luft resp. deren Jonen zwischen den beiden Metallschichten bedeutend erschwert wird. Dies wird durch folgenden Versuch bestätigt. Ueberzieht man die Kupferplatte, welche hinter der Aluminiumscheibe steht, mit einer nicht zu dünnen Lackschicht, so ist ein Ausschlag am Galvanometer nicht mehr nachweisbar.

Um die Bewegung der Teilchen zwischen den beiden Platten weniger zu behindern als durch Glimmer, wurde ein dünner weißer Seidenstoff gewählt, der vorzüglich isolierte. Aber auch dieser zeigte noch eine starke Einwirkung: während ohne Seide (wieder bei Anwendung einer Aluminiumscheibe und einer Kupferplatte) die Ablenkung 5,8 mm war, wurde die Ablenkung bei zwischengeschalteter Seide auf 1,8 mm heruntergedrückt. Dann wurden aus der Seide einzelne Teile herausgeschnitten, so daß sie vielfach durchlöchert war; hierdurch stieg zwar die Ablenkung auf 2,9 mm, erreichte aber, wie man sieht, doch erst die Hälfte der ursprünglichen Ablenkung, die ohne Seide gewonnen war.

17) Nach diesen Versuchen wurden drei Scheiben von Aluminium und zwei Scheiben von Kupfer durch Klebwachs, das sehr gut isolierte, an den Rändern voneinander getrennt und so angeordnet, wie Fig. 3 zeigt; die ausgezogenen Striche stellen die Aluminiumscheiben, die punktierten die Kupferscheiben dar; die gegenüberstehenden Flächen waren 22×20 cm groß; der Abstand der einzelnen Flächen war 2,8 mm. Mit dieser Kombination wurden folgende Ablenkungen erhalten; die Oeffnung *RR* war durch dünnes Aluminium geschlossen.

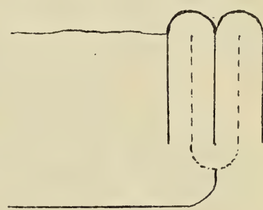


Fig. 3.

Tabelle V.

Abstand A der Kombination von der Oeffnung *RR* des Kastens in cm	Ausschläge des Galvanometers in mm
5	17,2
10	14,0
20	8,0
40	4,2

Die Ablenkung ist also bedeutend größer, als dei dem früheren Versuch mit einem Metallpaar. Wie man aber sieht, nimmt der Galvanometerausschlag langsamer ab, als die Entfernung A zuzunimmt. Rechnet man die Entfernung der Kombination vom Platinblech der RÖNTGEN-Röhre aus, anstatt vom Kasten, so erhält man folgende Zusammenstellung:

Abstand B der Kombination vom Platinblech in cm	Ausschläge α	Produkt $B^2 . \alpha$
19	17,2	6 209
24	14,0	8 064
34	8,0	9 248
54	4,2	12 247

Die photographischen Wirkungen der X-Strahlen nehmen proportional dem Quadrat der Entfernung ab; dagegen nehmen die elektrischen Wirkungen, wie sie in den angegebenen Versuchen zum Ausdruck kommen, langsamer ab, als diesem Gesetz entspricht. Die Ursache hierfür möchte ich darin sehen, daß die elektrischen Wirkungen keine direkte, sondern eine indirekte Wirkung der X-Strahlen darstellen: die Luft, welche zwischen den Metallplatten und zwischen diesen und der Erregungsstelle liegt, wird elektrisch erregt und diese Luft resp. deren Ionen übertragen die Elektricität auf die Platten. Diese Uebertragung findet nicht nur von den Luftschichten aus statt, welche im Moment der Entladung des Induktoriums die Platten berühren, sondern außerdem auch von denjenigen Teilchen, welche n a c h der Entladung des Induktionsapparates zur Berührung mit den Metallplatten gelangen. Auch spätere Beobachtungen finden so eine einfache Deutung.

Das früher bereits erwähnte Resultat wurde ebenfalls mit der in Fig. 3 skizzierten Kombination gewonnen: war eines der beiden Metalle isoliert, so ergab sich keine Ablenkung; wurde die Oeffnung *RR* durch Blei geschlossen, so war auch die Ablenkung Null.

18) Es schien von Interesse, den elektrischen Widerstand der Kombination zu ermitteln. Zu dem Zwecke wurden zwei Strommessungen ausgeführt, eine unmittelbar mit der gegebenen Anordnung, eine zweite, indem man einen großen bekannten Zusatzwiderstand in die Strombahn einschaltete. In der folgenden Tabelle ist die elektromotorische Kraft der Kombination, wie sie sich aus diesen Versuchen berechnet, mit E, der Widerstand der Kombination mit r, der Zusatzwiderstand mit w bezeichnet. Der Abstand A der Kombination vom Kasten war 10 resp. 20 cm.

Tabelle VI.

Abstand A in cm	w in Ohm	E in Volt	r in Ohm
10	$4{,}9 . 10^7$	0,5	$7{,}1 . 10^7$
10	$9{,}2 . 10^7$	0,5	$7{,}8 . 10^7$
20	$9{,}2 . 10^7$	0,3	$8{,}0 . 10^7$

Die vorstehenden Zahlen für r zeigen mit Rücksicht auf die kleinen Ablenkungen, aus denen sie berechnet wurden, eine genügende Uebereinstimmung. Berechnet man aus dem Wert

$r = 7{,}5 . 10^7$ den specifischen Widerstand a in den üblichen Einheiten (1 m Länge und 1 qmm Querschnitt), so findet man

$$a = 4{,}7 . 10^{15} \text{ Ohm}.$$

Eine zweite Versuchsreihe wurde mit nur einer Aluminiumscheibe und einer Kupferplatte, deren Abstand gleich 0,4 cm war, angestellt. Das aperiodische Galvanometer gab hier zu kleine Ausschläge, um noch genügende Genauigkeit zu liefern; es wurde deshalb das Schwingungsgalvanometer verwendet und durch eine Vergleichung mit der früheren Kombination die elektromotorische Kraft, sowie der Widerstand a ermittelt. Es ergab sich

$$a = 3{,}3 . 10^{15} \text{ Ohm},$$

also ein Wert von derselben Größenordnung wie oben.

19) Die elektromotorische Kraft ist in der Tabelle VI

bei 10 cm Abstand gleich 0,5 Volt
„ 20 „ „ „ 0,3 „

gefunden. Diese beiden Werte stehen, wie zu erwarten war, fast genau in demselben Verhältnis zu einander, wie die beiden Galvanometerausschläge 14,0 und 8,0, welche in Tabelle V für 20 cm und 10 cm angegeben sind.

Eine Untersuchung mit dem Elektrometer ergab für die Potentialdifferenz der Kombination, während der Wirkung der RÖNTGEN-Strahlen, den Wert 0,5 Volt; dieser Wert änderte sich, wie vorauszusehen war, nicht, wenn der Abstand von 10 auf 20 cm vergrößert wurde.

Es scheint zunächst auffallend, daß die elektromotorische Kraft während des Stromdurchganges bei 10 cm Abstand sich ebenso groß herausstellt, wie die mit dem Elektrometer gemessene Potentialdifferenz. Denn da die direkte Ursache des Stromes keine kontinuierliche ist, sondern durch die einzelnen Unterbrechungen des Induktionsapparates hervorgerufen wurde, so sollte man erwarten, daß die mittlere elektromotorische Kraft des Stromes kleiner wäre, als die mit dem Elektrometer gemessene Potentialdifferenz. Daß dies nicht oder wenigstens nur in unbedeutendem Maße der Fall ist, ist vermutlich in dem gleichen Umstande begründet, der schon angeführt wurde, um die geringe Abnahme der elektromotorischen Kraft bei wachsender Entfernung zu erklären (vergl. 17). Hiernach ist anzunehmen, daß die Ladung der Metallplatten nicht bloß im Moment der Stromunterbrechung des Induktoriums erfolgt, sondern auch in den Zwischenzeiten, so daß eben trotz der Diskontinuität der primären Ursache doch die Platten infolge des vermittelnden Mediums dauernd auf nahezu der gleichen Potential-

differenz erhalten bleiben, die sie bekommen, wenn sie stromlos sind. Erst bei größerem Abstand der Kombination vom Kasten wird die elektromotorische Kraft wesentlich kleiner: bei 20 cm Abstand war dieselbe nach dem obigen Versuche nur 0,3 Volt.

20) Hiermit im Zusammenhang scheint das Folgende zu stehen. Wie aus der Tabelle IV hervorgeht, sind die Galvanometerausschläge nahezu umgekehrt proportional dem Abstand δ der beiden Platten; dies Resultat hat sich bei Abständen δ von 0,5 bis 16 cm ergeben. Vermindert man aber den Abstand noch unter 0,5 cm, so erhält man keinen größeren Ausschlag mehr; eine Beobachtung bei 0,3 cm gab den gleichen Ausschlag, wie bei 0,5 cm. Dies Resultat läßt sich auf Grund der schon erwähnten Annahme, daß die Luft durch die X-Strahlen in Ionen zerlegt wird, verstehen. Nach den früheren Versuchen werden die elektrischen Ladungen nicht durch die X-Strahlen direkt hervorgebracht; denn überzieht man eine Platte mit einer Lackschicht, welche für die X-Strahlen fast vollkommen durchlässig ist, so ist ein elektrischer Strom nicht mehr nachweißbar (vergl. 16). Nimmt man an, daß die Luft durch die X-Strahlen ionisiert wird, so hängt der Widerstand der zwischen den Platten befindlichen Luft außer von ihren Dimensionen von der Zahl der in der Volumeinheit befindlichen Ionen ab. Die Ionen geben ihre Elektricitäten an die beiden sich gegenüberstehenden Platten ab und bedingen hierdurch den elektrischen Strom. Die Stromstärke ist durch die Zahl der Ionen bedingt, die in der Zeiteinheit ihre Elektricität an die Platten abgeben. Wird der Abstand dieser immer kleiner, so kann es vorkommen, daß in dem Zwischenraum weniger Ionen vorhanden sind, als notwendig sind, um den Platten die gleiche Elektricitätsmenge, wie früher, zuzuführen. Es wird dann die Stromstärke bei diesem kleinen Abstande sich kleiner herausstellen, als früher bei größerem Abstande. Unmittelbar ehe dieser Zustand erreicht wird, braucht trotz der Verminderung des Plattenabstandes die Stromstärke nicht zu wachsen. Dieses letzte Resultat ist oben gefunden: bei 0,5 und 0,3 cm Plattenabstand war die Stromstärke gleich. Um zu untersuchen, ob bei noch weiterer Verminderung des Plattenabstandes die Stromstärke abzunehmen beginnt, wurden einige Versuche mit dem Schwingungsgalvanometer in der Art wie in § I angestellt. Eine Aluminiumscheibe, 1 mm dick, wurde in einem Abstande von 20 cm von der Oeffnung *RR*, die durch ein Aluminiumblech geschlossen war, aufgestellt hinter derselben eine Kupferplatte in einem Ab-

stande δ, der verändert werden konnte. Die Aluminiumscheibe wurde zur Erde abgeleitet, die Kupferplatte mit einem Kondensator von 1 Mikrofarad verbunden, letzterer bei jedem Versuch 1 Minute geladen und dann durch ein Schwingungsgalvanometer entladen. Die beobachteten Ablenkungen des Galvanometers, ausgedrückt in Doppelcentimer, waren folgende:

Abstand δ der beiden Metalle	Galvanometerausschlag
0,4 cm	5,80
0,1 „	4,10

Hier ist also in der That bei kleinerem Abstande δ der Ausschlag kleiner, als bei dem größeren Abstande. Diese Versuche, welche zweimal mit dem gleichen Erfolge wiederholt wurden, beweisen daher, daß die Stromstärke bei kleinerem Abstand δ mit noch weiterer Verminderung dieses Abstandes abnehmen kann.

21) Die mehrfach erwähnte Kombination, aus drei Aluminiumscheiben und zwei Kupferscheiben bestehend, hatte, mit dem Elektrometer untersucht, eine Potentialdifferenz von 0,5 Volt geliefert, wenn die RÖNTGEN-Strahlen wirksam waren. Es wurde diese Potentialdifferenz auch noch nach einem Kompensationsverfahren ermittelt, und dazu die Anordnung getroffen, wie in Fig. 4 angegeben, ist. *Al*, *Cu* stellt die Kombination dar; *Al* ist mit dem Galvanometer *G*, *Cu* mit der Erde verbunden. *w* und *w'* entsprechen zwei Widerstandskästen, *E* stellt ein Tauchelement dar, dessen negativer Pol mit dem Galvanometer und dadurch mit *Al* verbunden war. Für *w* wurden dauernd 1000 Ohm eingeschaltet, und dann *w'* so lange geändert, bis auch bei Wirkung der RÖNTGEN-Strahlen das Galvanometer keinen Ausschlag mehr lieferte. Dies war bei $w' = 2900$ Ohm der Fall. Daraus ergiebt sich, da die Potentialdifferenz in *E* gleich 1,8 Volt war, für das Potential von $Al = -0,46$ Volt; d. h. wenn *Al* durch das Element auf

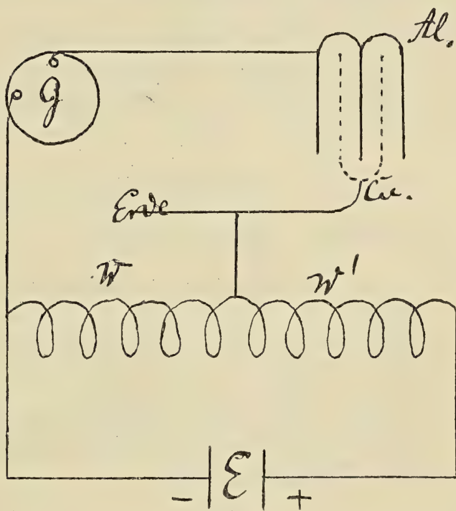


Fig. 4.

— 0,46 Volt geladen wird, so ändern die RÖNTGEN-Strahlen das Potential von *Al* nicht. Der Wert 0,46 Volt stimmt mit dem früher ermittelten 0,5 genügend überein.

IV. Berechnung der in der Volumeneinheit vorhandenen ionisierten Moleküle.

22) Unter der Voraussetzung, daß die Luft durch die X-Strahlen in Ionen zerlegt wird, und daß die Ionen als Träger der Elektricität die letztere an die Metallplatten abgeben, läßt sich aus den vorliegenden Beobachtungen eine untere Grenze für die Zahl der ionisierten Moleküle im Verhältnis zur Gesamtzahl der Moleküle berechnen.

Durch die Rechnungen von E. BUDDE und anderen ist bekannt, wie viel elektrostatische Einheiten ε durch eine Valenz transportiert werden. Ferner ist aus unseren Beobachtungen abzuleiten, wie viel elektrostatische Einheiten e nötig sind, um beim Durchgang durch das Schwingungsgalvanometer einen Ausschlag von einem Teilstrich hervorzubringen. Endlich ergeben die Beobachtungen den Galvanometerausschlag b, den die X-Strahlen liefern, wenn eine Entladung des Induktionsapparates durch die RÖNTGEN-Röhre geführt wird.

Durch $\frac{b \cdot e}{\varepsilon}$ Valenzen, die ihre Elektricität an den Kondensator abgeben, wird ein Ausschlag von b Teilstrichen herbeigeführt. Da in den zweiatomigen Luftmolekülen den $\frac{b \cdot e}{\varepsilon}$ Valenzen $\frac{b \cdot e}{2\varepsilon}$ Moleküle entsprechen, so ist diese Molekülzahl im Verhältnis zur gesamten Anzahl der Moleküle, die in dem Volumen V zwischen den beiden Platten sich befinden, zu berechnen. Setzt man voraus, daß in 1 ccm N Moleküle sich befinden, so erhält man das gesuchte Verhältnis durch

$$\frac{b \cdot e}{2\varepsilon} : V \cdot N = \frac{b \cdot e}{2\varepsilon \cdot V \cdot N} : 1.$$

Hier ist $e = \frac{3 \cdot 10^3}{76}$; $\varepsilon \cdot N = 129 \cdot 10^8$.

Es ist zu bemerken, daß $\varepsilon \cdot N$ unabhängig von dem aus der Gastheorie erschlossenen Werte von N ist [1]).

1) Vergl. RICHARZ, Wied. Ann., Bd. 52, p. 397, 1894.

Bei einem Versuche mit Cu und Al (vergl. 20), die in einem Abstande von $\delta = 0,4$ cm standen, und deren Abstand von *RR* 20 cm war, ergab sich ein Ausschlag von 5,8 Doppelcm. wenn der Kondensator von 1 Mikrofarad 1 Minute geladen und durch das Schwingungsgalvanometer entladen wurde. Die Unterbrechungszahl des Induktorium pro Minute war 500; daher

$$b = \frac{5,8}{500}$$

Ferner hatte die Kupferplatte einen Durchmesser von 19 cm, so daß

$$V = \left(\frac{19}{2}\right)^2 \pi . 0,4 = 113 \text{ ccm.}$$

Mit diesen Werten wird

$$\frac{b . e}{2 \varepsilon . V . N} = 1,6 . 10^{-13}$$

d. h. das Verhältnis der zerlegten Moleküle zur Gesamtzahl der Moleküle war mindestens gleich $1,6 . 10^{-13}$. Man erhält einen der Wahrheit näher kommenden Wert, wenn man aus der folgenden Beobachtung für $\delta = 0,1$ cm und dem Ausschlag 4,1 die entsprechende Größe berechnet; denn bei dieser Beobachtung zeigte sich schon eine Abnahme der Stromstärke, woraus hervorgeht, daß die ionisierten Moleküle in relativ größerer Zahl ihre Elektricitäten an die Platten abgaben. Man erhält dann

$$b = \frac{4,1}{500}; \; V = 28,3$$

und hiermit

$$\frac{b . e}{2 \varepsilon . V . N} = 2,9 . 10^{-13}.$$

Nach Fertigstellung der vorliegenden Arbeit sind mehrere Untersuchungen mir bekannt geworden, welche manche Berührungspunkte mit der ersteren haben; ich möchte hiervon folgende hervorheben.

J. J. Thomson und E. Rutherford [1]) haben ebenfalls den Bruchteil der durch die X-Strahlen ionisierten Moleküle im Verhältnis zur Gesamtzahl der Moleküle berechnet, und zwar aus der

1) J. J. Thomson und E. Rutherford, Beibl., 3. Heft, p. 275, 1897; Phil. Mag., (5) Bd. 42, p. 392, Nov. 1896.

Messung der Entladungsgeschwindigkeit bei „gesättigtem" Strome; sie finden für Wasserstoff diesen Bruchteil:

$$\frac{1}{3 \, . \, 10^{12}} = 3{,}3 \, . \, 10^{-13}$$

eine Zahl, die nur wenig von der oben berechneten abweicht.

Lord Kelvin, J. C. Beattie und Smoluchowski de Smolan [1]) haben unter gewissen Bedingungen die Potentiale von Metallen gemessen, welche diese unter dem Einfluß der Röntgen-Strahlen erhalten und diese Resultate mit den elektrischen Wirkungen verglichen, welche die Lichtstrahlen auf die Metalle ausüben.

J. Perrin [2]) hat Potentialdifferenzen zwischen Metallen unter Wirkung der Röntgen-Strahlen bestimmt und das Spannungsgesetz nachgewiesen; ferner konnte er einen dauernden elektrischen Strom nachweisen, der $7 \, . \, 10^{-9}$ Amp. entsprach.

---

1) Lord Kelvin, J. C. Beattie und Smoluchowski de Smolan, Beibl., 5. Heft, p. 454, 1897; Nature, Bd.55, p. 343, 1897.

2) J. Perrin, Beibl., 5. Heft, p. 451, 1897; C. R., Bd. 124, p. 496, 1897.

Zur normalen und zur pathologischen Anatomie des menschlichen Wurmfortsatzes.

Von

Wilhelm Müller,

Assistenzarzt an der medizinischen Klinik zu Leipzig.

Dem Wurmfortsatz ist in letzter Zeit nach verschiedenen Richtungen erhöhte Aufmerksamkeit zugewendet worden. Angeregt durch die Erfolge der Aseptik und Antiseptik haben Anatomen und Chirurgen das topographische Verhalten einer erneuten Prüfung unterzogen, pathologische Anatomen haben versucht, der Obliteration, welcher man in den Leichen häufiger begegnet, eine neue Deutung zu geben, von Seite der Pathologen ist die Richtigkeit der bisherigen Annahmen über die Verteilung des in der Regel durch Kotsteinbildung bedingten Durchbruchs auf Alter und Geschlecht in Zweifel gezogen worden.

Der Aufforderung meines Vaters, des Direktors des pathologischen Instituts der Universität Jena entsprechend, habe ich die neueren Ansichten an der Hand eines größeren Beobachtungsmaterials zu prüfen gesucht.

Die Kenntnis des normalen Verhaltens bildet die notwendige Voraussetzung einer Beurteilung pathologischer Befunde. Dementsprechend wird der erste Teil dieser Untersuchung das normale Verhalten von Blinddarm und Wurmfortsatz besprechen. Die Frage, ob der Verschluß des Wurmfortsatzes als Folge eines physiologischen oder eines pathologischen Prozesses anzusehen ist, wird in dem zweiten Teil behandelt werden. Für diese beiden Teile sind sämtliche Leichen benutzt worden, welche in den Jahren 1895 und 1896, während deren ich Assistent am pathologischen Institut zu Jena war, und in der ersten Hälfte des Jahres 1897 zur Sektion gekommen sind, im ganzen 1005.

Zur Prüfung der neueren Ansichten über die Häufigkeit des Wurmfortsatzdurchbruchs nach Alter und Geschlecht sind die

Sektionsprotokolle des pathologischen Instituts zu Jena aus den Jahren 1866 bis 1897 benutzt. Sie umfassen mit Ausschluß der Fälle, in welchen die Sektion der Bauchhöhle nicht vorgenommen werden konnte, 8695 Sektionen.

1. Der normale Blinddarm und Wurmfortsatz.

Um das Verhalten des Dünndarmendes, des Dickdarmanfangs und des Wurmfortsatzes annähernd unter solchen Bedingungen untersuchen zu können, wie sie im Leben der im Dickdarm vorhandene Gasdruck und der dem Arteriendruck entsprechende Turgor herbeiführen, wurde folgendermaßen verfahren. Der Darm wurde von der Arteria mesenterica aus injiciert und nach vollendeter Injektion mit 90 Proz. Weingeist soweit gefüllt, dass annähernd die natürliche Rundung hergestellt wurde. Durch Auswechseln des 90 proz. Weingeistes mit absolutem vollzieht die Härtung sich leicht, einmal gehärtet, behalten die Teile auch nach der Entnahme aus dem Härtungsmittel die natürliche Lage bei.

Die Untersuchung der so vorbereiteten Organe hat folgendes ergeben. Der Dünndarm krümmt sich an der Uebergangsstelle in den Dickdarm in der Regel etwas nach abwärts, so daß seine am Mesenterium befestigte Wand mit dem Anfang des Colon einen Winkel nicht von 90, sondern von 70—80 Grad bildet. Der Uebergang wird hergestellt durch einen 10—15 mm in den Dickdarm hineinragenden Vorsprung, die Mündung selbst bildet entweder einen 12—15 mm langen Spalt, welcher zur Fläche des Mesenterium annähernd senkrecht steht, oder sie hat mehr die Form einer Ellipse. Auch im letzteren Fall lassen sich zwei Lippen unterscheiden, welche die Mündung begrenzen, eine dem Colon und eine dem Blinddarm zugekehrte, welche als Labium coli und Labium coeci bezeichnet werden können. Für die Bestimmung des Sitzes pathologischer Prozesse ist eine solche Bezeichnung wünschenswert. Die dem Colon zugekehrte Lippe ist länger und etwas dicker als die dem Blinddarm zugekehrte, infolge davon die Mündung des Dünndarms dem Blinddarm zugewendet.

Von dem vorderen und hinteren Mundwinkel gehen die zwei Falten aus, welche die vordere und hintere Wand des Dickdarms eine Strecke weit umgreifen. Sie sind die Frena Morgagnis, die

Retinacula der Autoren, am richtigsten würden sie als Klappenfalten, Plica valvularis anterior und posterior zu bezeichnen sein. Ihre Länge und Höhe ist sehr wechselnd; wie die im pathologischen Institut zu Jena befindlichen Präparate lehren, umgreifen sie bisweilen den ganzen Ringumfang des Dickdarms in beträchtlicher Höhe, so daß der Blinddarm vom Dickdarm wie durch das Diaphragma eines Fernrohrs gesondert wird. Solche Präparate lassen keinen Zweifel, wo die Grenze zwischen Blinddarm und Dickdarm zu suchen ist.

Schnitte, welche man senkrecht zur Spalte durch beide Lippen, den Dünndarm und Dickdarm legt, lehren, daß die Klappe dadurch zustande kommt, daß das Ende des Dünndarms bis zu 12—15 mm Länge in die Lichtung des Dickdarms vorwächst, dessen Wand an der Verlängerung sich beteiligt. Dementsprechend findet man am mikroskopischen Schnitt die innere Fläche beider Lippen bis zum Saum mit Zotten besetzt, während die äussere Fläche den Bau der Dickdarmschleimhaut besitzt. Die Muskulatur erstreckt sich mit der Schleimhaut bis nahe an den Saum der Klappe, wie Toldt richtig angegeben hat. Sie zeigt insofern ein eigentümliches Verhalten, als eine Strecke weit zwischen den Muskelschichten des Dünndarms und Dickdarms die Subserosa mit den grösseren Gefässen sich verfolgen lässt und die Ringmuskelschicht eine kurze Strecke hinter dem Vorderende jeder Lippe eine merkliche Verstärkung erfährt.

Der Ursprung des Wurmfortsatzes entspricht stets der Vereinigungsstelle der drei Längsmuskelzüge des Dickdarms. Nicht immer gehen sie direkt in die Längsmuskulatur des Wurmfortsatzes über, bisweilen findet vorher ein teilweiser Faseraustausch statt, dies giebt das dreieckige Feld der englischen Beobachter. Am häufigsten liegt die Vereinigungsstelle dem Dünndarmmund gerade gegenüber etwas medialwärts vor der tiefsten Stelle des Blinddarms. Davon kommen Abweichungen vor. Bleibt der mediale Muskelzug und die ihm anliegende Blinddarmwand im Wachstum zurück, so kann der Ursprung des Wurmfortsatzes bis nahe an die freie Wand des Dünndarmendes heranrücken, wie ich es bei einem zweijährigen Kind gesehen habe, welches keinen pathologischen Prozeß im Blinddarm bot. Bleibt einer der beiden anderen Muskelzüge im Wachstum zurück, so ergiebt sich eine entsprechende Verlagerung des Ursprungs des Wurmfortsatzes. Solche Verlagerungen des Ursprungs können für die Lage des ganzen Organs bestimmend werden. Ein Hinaufrücken auf die mediale Fläche

des Blinddarms wird die quere Lagerung begünstigen, so daß das Ende des Wurmfortsatzes über oder vor der linken Synchondrose liegt. Ein Hinaufrücken auf die laterale Fläche wird die Lagerung längs der äußeren Fläche des aufsteigenden Colon begünstigen, so daß das Ende des Wurmfortsatzes unter dem rechten Leberlappen liegt, beide Extreme habe ich selbst beobachtet, ohne daß abnorme Verwachsungen im Spiel gewesen wären, der Chirurg muss mit ihnen rechnen, wenn er sich zur Operation entschließt. Aus ihnen ergeben sich die übrigen Lagen, von welchen bei der Thüringer Bevölkerung die Lage auf dem rechten Psoas und jene vor der rechten Synchondrose die häufigeren sind.

Da der Wurmfortsatz am Blinddarm befestigt ist, so ist nicht nur dessen Form, sondern auch dessen Lage auf seine eigene von Einfluß. Die Befestigung des aufsteigenden Colon am Bauchfell hält den Blinddarm in seiner gewöhnlichen Lage. Lockert sie sich, so kommen die Lageabweichungen zustande, welche jedem Anatomen geläufig sind, ihnen folgt der Wurmfortsatz.

Gesichert werden die Lagebeziehungen zwischen Dünndarm und Dickdarm durch zwei konstantere und nicht selten durch hinzutretende inkonstante Falten des Bauchfells, für welche die von Berry in seiner Abhandlung über die Blinddarmfalten gewählten Bezeichnungen mir zweckmäßig erscheinen. In beide, namentlich in die Plica ileocolica treten Muskelbündel ein, beide sind, wie das Injektionspräparat lehrt, vaskularisiert, aber sie vermitteln nicht den Gefäßbezug der unterliegenden Teile. Für den Wurmfortsatz wird dieser vermittelt durch das Mesenteriolum, einer Fortsatz des Mesenterium, welcher als dünne, bisweilen reichlich Fettzellen führende Leiste über die hintere Wand des Dünndarmendes verläuft und, allmählich an Breite abnehmend, entweder an der Spitze des Wurmfortsatzes oder in einiger Entfernung von ihr endigt. Im letzteren Fall verlaufen die Gefäße in dem dünnen, bis zur Spitze sich erstreckenden Peritonealüberzug. Ein Verlauf des Mesenteriolum über die vordere Fläche des Dünndarmendes, wie ihn Juvara beschrieben hat, ist mir nur einmal, bei einem Kind, begegnet, in diesem Fall fand sich als weitere Anomalie eine Bindegewebsfalte zwischen dem Ursprungsteil des Wurmfortsatzes und dem Bauchfell der Hüftbeingrube.

Die Arteria appendicularis nimmt in der Regel die Kante des Mesappendix ein und giebt 5—6 Aeste ab, welche, ypsilonförmig sich teilend, an den Wurmfortsatz herantreten. In der Subserosa findet eine Teilung statt, kleine Aeste mit baum-

förmiger Verzweigung versorgen diese und die Serosa; die größeren Aeste durchsetzen die Muskulatur in fast regelmäßigen Abständen, wie man auf Längsschnitten injizierter Präparate sieht, welche man in der Richtung der Gefäßzufuhr durch die Wand des Wurmfortsatzes gelegt hat. Sie versorgen hauptsächlich die Schleimhaut und stehen unter einander nur durch kapillare Anastomosen in Verbindung. Clado beschreibt Anastomosenbildung der Teiläste der Arteria appendicularis, welche im Bereich der Eintrittsstellen der Gefäße, im „Hilus" des Organs gelegen sind, dieses Verhältnis tritt aber in den mitgegebenen Zeichnungen nicht deutlich hervor. Nach meinen Untersuchungen kann ich bestätigen, dass Anastomosen zwischen den einzelnen Arterienästen vor ihrem Eintritt in den Wurmfortsatz vorkommen, aber unter den vielen Fällen, in welchen das Verhalten der Arterien auf Anastomosenbildung geprüft worden ist, ist nur einer gewesen, in welchem bogenförmige Anastomosen zwischen allen Aesten der Arteria appendicularis sich vorgefunden haben. Häufiger habe ich den Fall konstatieren können, daß Anastomosen zwischen den ersten zwei oder drei Aesten der Arteria appendicularis entwickelt waren, welche bisweilen ganz nahe am Wurmfortsatz verliefen, während die distalen Arterien anastomosenfrei blieben. Zahlreich sind die Fälle, in welchen keine Verbindungen zwischen den Aesten der Arteria appendicularis sich nachweisen lassen. Der Befund entspricht dem, was das Gesetz der individuellen Variation erwarten lässt: Den Anatomen ist bekannt, daß die Zahl der Anastomosen zwischen den Aesten der Arteria mesenterica superior gegen das Ende des Dünndarms hin abnimmt. Die Fälle, in welchen die Anastomosenbildung bis zum Ende der Arteria appendicularis sich erstreckt, stellen das eine, die Fälle, in welchen alle Verbindungen zwischen den Aesten der Arteria appendicularis fehlen, das andere Extrem der ganzen Reihe dar. Für die Beurteilung der pathologischen Befunde am Wurmfortsatz ist die Thatsache von Wichtigkeit, daß die von der Arteria appendicularis entspringenden Aeste sämtlich oder zum Teil die Eigenschaft der Endarterien besitzen können, und daß die Wahrscheinlichkeit, daß sie Endarterien sind, um so größer ist, je weiter distalwärts sie von der Arteria appendicularis entspringen.

Die Variabilität in der Längenentwickelung des Wurmfortsatzes ist schon den älteren Anatomen bekannt gewesen, methodische Untersuchungen hierüber sind erst angestellt worden, seit der Lage und Länge des Wurmfortsatzes seitens der Chirurgen

größere Aufmerksamkeit gewidmet worden ist. Dazu kommt, daß der Länge des Wurmfortsatzes eine Rolle unter den Gründen zuerkannt worden ist, welche für die Annahme einer physiologischen, im Verlauf des Alters sich vollziehenden Involution angeführt worden sind. Die Resultate, zu welchen die einzelnen Beobachter gekommen sind, weichen nicht unerheblich voneinander ab. Das ist nicht überraschend; auch nicht einer hat sich die Mühe genommen, den erreichbaren Genauigkeitsgrad zu diskutieren und die bei den Messungen befolgte Methode anzugeben. Die Resultate sind folgende:

Mittlere Länge des Wurmfortsatzes nach	Clado	80 mm,
" " " " "	Berry	83 "
" " " " "	Ribbert	83 "
" " " " "	Hewson	89 "
" " " " "	Kelynack	89 "
" " " " "	Fowler	90 "
" " " " "	Bryant	90 "
" " " " "	Smith	90 "
" " " " "	Rausshoff	102 "
" " " " "	Treves	102 "
" " " " "	Fergusson	115 "

Die Zahl der untersuchten Fälle erhebt sich nur bei Ribbert auf etwas über 400.

Einen anderen Weg haben Struthers, Mariage und Zuckerkandl eingeschlagen, indem sie, von der Gewinnung von Mittelwerten absehend, die Art der Verteilung der gemessenen Länge in den Vordergrund gestellt haben. Struthers, welcher 23 Fälle untersucht hat, findet den Wurmfortsatz zwischen 19 und 152 mm schwankend, und sieht als Mittelwert 75—100 mm an.

Mariage läßt die Grenzen zwischen 10 und 150 mm schwanken und hält 50—60 mm für die mittlere Länge.

Zuckerkandl hat an 161 Leichen folgende Resultate erhalten

17—20 mm	2	90—100 mm	15
30—40 "	8	100—110 "	4
40—50 "	6	110—120 "	5
50—60 "	28	120—130 "	2
60—70 "	26	130—140 "	1
70—80 "	29	140—150 "	1
80—90 "	23	160 "	1

Die Geschlechtsverschiedenheit ist von Berry, Finnell und Kelynack berücksichtigt worden. Während Berry als mittlere Länge für den Wurmfortsatz des Mannes 86, für den der Frau 80 mm

findet, gelangt KELYNACK zu den Zahlen von 89 mm für den Mann (118 Fälle) und 90 mm für die Frau (57 Fälle). FINNELL erklärt den weiblichen Wurmfortsatz um 10 mm durchschnittlich länger als den männlichen.

Der Rasseverschiedenheit hat HEWSON Rechnung zu tragen gesucht, 56 weiße Männer ergaben ihm ein Mittel von 91, 9 weiße Weiber ein solches von 67 mm, während die entsprechenden Zahlen bei 6 schwarzen Männern und 2 schwarzen Frauen 91,2 und 92 waren.

Die Zahl der Messungen eines solchen Organs kann nicht willkürlich gegriffen werden, sondern sie ist abhängig von dem Genauigkeitsgrad, welcher verlangt wird. Die Anforderungen an diesen werden in den Grenzen sich halten müssen, welche die unvermeidlichen Fehlerquellen bedingen. Der Wurmfortsatz ist ein dehnbares und kontraktiles Organ, sein Ende läßt sich auf 1 mm genau feststellen, der Ansatz ist nicht immer so genau vom Blinddarm abgegrenzt, daß nicht Abweichungen von einigen Millimetern bei wiederholter Messung durch verschiedene Beobachter sich ergeben würden. Nur selten ist auch bei dem Erwachsenen der Wurmfortsatz gestreckt. Wer sich begnügt, seine Länge in natürlicher Lage festzustellen, der wird finden, daß die Messung nach Abtrennung des Mesenteriolum und erfolgter Streckung, auch wenn keine Dehnung stattfindet, größere Werte liefert. Der Unterschied der nach beiden Methoden gefundenen Werte kann die unvermeidlichen Beobachtungsfehler nicht unbeträchtlich überschreiten. Daraus folgt die Notwendigkeit, daß, wenn in solchen Fragen nicht der Willkür stattgegeben werden soll, die Methode der Messung angegeben wird, dadurch werden die an verschiedenen Orten erhobenen Resultate erst vergleichbar. Bei den im pathologischen Institut zu Jena vorgenommenen Messungen ist die Länge des Wurmfortsatzes stets in gestreckter Lage, und, wo dies erforderlich erschien, nach vorheriger Abtrennung des Mesenteriolum festgestellt worden.

Soll die Länge des Wurmfortsatzes für die Entscheidung der Frage verwertet werden, ob er eine physiologische Rückbildung im Laufe des Lebens erfährt, so muß dies zunächst an solchen Wurmfortsätzen geschehen, welche keine Abweichung vom gewöhnlichen Verhalten darbieten. Dabei müssen die beiden Geschlechter und die einzelnen Altersstufen wenigstens nach Dezennien unterschieden werden. Dies ist im pathologischen Institut zu Jena während der Jahre 1895—1897 geschehen. Der Genauigkeitsgrad, welcher

den gefundenen Mittelwerten zukommt, würde sich aus der Berechnung für das Lebensdezennium ergeben, welches die am weitesten voneinander stehenden Extreme geliefert hat. Dies ist das dritte Dezennium des männlichen Geschlechts, für welches 40 Einzelbeobachtungen vorliegen. Sie verteilen sich folgendermaßen:

	Maß	Abweichung vom Mittel	Quadrat		Maß	Abweichung vom Mittel	Quadrat
1)	45	— 55	3025	21)	105	+ 5	25
2)	50	— 50	2500	22)	105	+ 5	25
3)	60	— 40	1600	23)	106	+ 6	36
4)	65	— 35	1225	24)	106	+ 6	36
5)	65	— 35	1225	25)	109	+ 9	81
6)	70	— 30	900	26)	110	+ 10	100
7)	80	— 20	400	27)	112	+ 12	144
8)	80	— 20	400	28)	115	+ 15	225
9)	80	— 20	400	29)	115	+ 15	225
10)	83	— 17	289	30)	115	+ 15	225
11)	83	— 17	289	31)	116	+ 16	256
12)	83	— 17	289	32)	120	+ 20	400
13)	85	— 15	225	33)	125	+ 25	625
14)	85	— 15	225	34)	125	+ 25	625
15)	85	— 15	225	35)	125	+ 25	625
16)	90	— 10	100	36)	130	+ 30	900
17)	90	— 10	100	37)	130	+ 30	900
19)	95	— 5	25	38)	130	+ 30	900
19)	95	— 5	25	39)	148	+ 48	2304
20)	100	— 0	0	40)	190	+ 90	8100

Mittel aller Fälle 100 mm. Summe der Quadrate 30 224.

Aus $0{,}67\,449 \sqrt{\frac{30\,224}{39}}$ ergiebt sich der wahrscheinliche Fehler einer einzelnen Beobachtung zu 27,838 mm, aus $\frac{27{,}838}{\sqrt{40}}$ der wahrscheinliche Fehler des Mittels zu 4,4 mm.

Bei dem großen Abstand der Extreme lege ich der Berechnung weniger Gewicht bei, bin vielmehr der Ansicht, daß erst sehr große Beobachtungsreihen Mittelwerte liefern werden, welche bis auf 3 mm, das wäre der zur Not erreichbare Genauigkeitsgrad, genau sind.

Meine eigenen Messungen umfassen 484 männliche und 334 weibliche Individuen. Sie verteilen sich auf Alter und Geschlecht in folgender Weise:

Männer

Alter	Zahl	Mittel	Min.	Max.
0	46	38,4	11	80
—1	69	59,6	25	106
2—10	56	77,1	43	155
11—20	41	86,2	30	130
21—30	40	100,1	45	190
31—40	45	82,4	45	126
41—50	69	92,9	24	140
51—60	45	89,7	40	160
61—70	39	89,3	50	132
71—80	26	85,4	50	135
81—90	8	92,4	40	155

Weiber

Alter	Zahl	Mittel	Min.	Max.
0	38	31,8	17	51
—1	50	53,5	26	85
2—10	30	79,9	50	120
11—20	21	86,9	55	130
21—30	25	86,8	50	130
31—40	27	82,1	50	120
41—50	43	81,7	50	135
51—60	33	77,1	35	108
61—70	25	87,5	34	140
71—80	21	86,8	45	135
81—90	12	82,4	55	130

Zieht man unter Berücksichtigung der Zahl der Fälle das Mittel aus allen Altersstufen vom 21. bis 70. Jahre, so erhält man für das männliche Geschlecht die mittlere Länge des Wurmfortsatzes zu 90,9 oder in runder Zahl zu 91 mm, für das weibliche Geschlecht zu 82,5 oder in runder Zahl zu 82 mm. Vergleicht man damit die mittlere Länge des Wurmfortsatzes der im Greisenalter stehenden Individuen, so erhält man für das männliche Geschlecht 87,1, oder in runder Zahl 87, für das weibliche 82,2 oder in runder Zahl 82 mm.

Außer der Länge ist der Bau des Wurmfortsatzes unter den Gründen für seine physiologische Rückbildung angeführt worden. Auch dieser Grund wird zunächst an solchen Wurmfortsätzen zu prüfen sein, welche für das freie Auge normal sich verhalten. Die Prüfung ist an den jenseits des 70. Lebensjahres stehenden Leichen vorgenommen worden, welche zeitig genug zur Sektion kamen, um durch Injektion der Gefäße Veränderungen an diesen, und durch rasche Härtung Veränderungen an den auskleidenden Epithelien feststellen zu können. Zum Vergleich diente der Blind-

darm und das Dünndarmende derselben Leichen, so daß eine Verschiedenheit auch in der Entwickelung der Lymphknoten der Beobachtung nicht wohl entgehen konnte.

Weder das Oberflächenepithel noch das Drüsenepithel bot eine Abweichung vom gewöhnlichen Befund. Die Lymphknoten waren etwas flacher, als sie während der mittleren Jahre zu sein pflegen, sie teilten aber diese Eigenschaft mit jenen des übrigen Darms. Die Arterien zeigten mehrfach Verdickungen der Intima, aber alle Individuen hatten Endarteritis auch in den größeren Arterien. Das Kapillarnetz bot den gewöhnlichen Befund. Die Anfänge der Venen waren, soweit sie in der Schleimhaut verliefen, sehr dünnwandig und im wesentlichen auf das Endothel reduziert, an welches sich sogleich die von Rundzellen durchsetzte, lockere Adventitia anschloß, welche ihrerseits von dem umgebenden cytogenen Bindegewebe der Schleimhaut nicht scharf sich abgrenzte. Dies ist wieder ein Befund, welcher den Venenanfängen der Darmschleimhaut in weiter Verbreitung zukommt.

Die Beobachtungen führen zu folgenden Schlüssen:

1) Die Länge des normalen Wurmfortsatzes schwankt in weiten Grenzen. Durch Generationen fortgesetzte Beobachtungen werden die Frage zu entscheiden haben, inwieweit Rassenverhältnisse hierauf von Einfluß sind.

2) Als mittlere Länge des Wurmfortsatzes kann nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen für die Männer in Thüringen 91, für die Frauen 82 mm angesehen werden. Die geringere Länge des Wurmfortsatzes der Frauen steht im Einklang mit den im allgemeinen geringeren Dimensionen des weiblichen Körpers.

3) Die Verkürzung, welche der normal gebliebene Wurmfortsatz im Greisenalter erfährt, beträgt, soweit die spärlichen Beobachtungen schliessen lassen, für das männliche Geschlecht 4, für das weibliche 0 mm, liegt mithin innerhalb der Grenzen der unvermeidlichen Beobachtungsfehler und überschreitet jedenfalls das Maß nicht, welches die dem Greisenalter überhaupt zukommende Verkleinerung der Körperorgane erwarten läßt.

4) Der Bau des Wurmfortsatzes, welcher von pathologischen Prozessen, die Spuren hinterlassen, frei geblieben ist, zeigt im Greisenalter keine Eigentümlichkeiten, welche zu dem Schluß auf eine gesteigerte Involution berechtigen würden.

2. Verschluß des Wurmfortsatzes.

Schon Jacob Berengar, der die erste genauere Beschreibung des Blinddarmfortsatzes geliefert hat, welchen dann Gabriel Fallopia mit dem Spulwurm verglich, hat erwähnt, daß er ihn häufig ohne Lichtung gefunden habe. Zu demselben Resultat sind von Morgagni an alle Anatomen und Chirurgen gekommen, welche das Verhalten des Wurmfortsatzes in der Leiche einer methodischen Prüfung unterzogen haben.

Fitz erklärt totalen und partiellen Verschluß des Wurmfortsatzes für häufig, er hält ihn für pathologisch und für Folge katarrhalischer Appendicitis.

Ribbert hält die Obliteration, soweit sie in der typischen Weise auftritt, nicht für eine pathologische Erscheinung, sondern für einen Involutionsvorgang, welcher der Bedeutung des Wurmfortsatzes als eines in Rückbildung begriffenen Organs entspricht. Er findet den Wurmfortsatz in 25 Proz. der untersuchten Leichen obliteriert.

Zuckerkandl hat im 4. Band der anatomischen Hefte der Ansicht Ribbert's sich angeschlossen, er hält den Wurmfortsatz für völlig nutzlos und wünscht, daß sich seine Obliteration bei allen Menschen und das schon recht frühzeitig einstellen möge. Er findet die Häufigkeit der Obliteration zu 23,7 Proz.

Berry hält die Obliteration gleichfalls für physiologisch, sie ist nach ihm um die mittleren Jahre die Regel. Totale Obliteration soll nach ihm nur oder doch am häufigsten zwischen dem 60. und 70. Lebensjahr vorkommen.

Kelynack hat unter 65 männlichen Leichen bei 14 teilweisen und bei 2 gänzlichen Verschluß beobachtet, unter 33 Frauen bei 7 teilweisen Verschluß. Dies giebt ein Verhältnis von 24 und 21 Proz. Er teilt die Resultate mit, die Rolleston an 213 Leichen des St George's Spital in London erhalten hat, wobei auf das gleichzeitige Vorhandensein von peritonealen Verwachsungen Rücksicht genommen ist. Unter 139 Männern war der Wurmfortsatz bei 7 teilweise verschlossen, aber frei von Verwachsungen, bei 6 zugleich verwachsen; gänzlich verschlossen, aber frei von Verwachsungen bei 1. Unter 47 Frauen war der Wurmfortsatz teilweise verschlossen und frei bei 2, zugleich verwachsen bei 2, gänzlich verschlossen und frei bei 2, zugleich verwachsen bei 1. Dies giebt für die Männer ein Verhältnis von 10,0, für die Frauen von 9,4 Proz.

Meine eigenen Beobachtungen erstrecken sich auf 1005 Leichen, welche in den Jahren 1895 bis Juli 1897 im pathologischen Institut zu Jena auf die Durchgängigkeit des Wurmfortsatzes geprüft worden sind. Sie verteilen sich auf die beiden Geschlechter und die einzelnen Altersstufen in folgender Weise:

1) Männer

Alter	Zahl	Partiell oblit.	Total oblit.	Zugleich adhärent	Total
0	48	—	—	—	—
1	78	—	—	—	—
2—10	51	1	—	—	1
11—20	39	2	—	1	2
21—30	47	2	1	1	3
31—40	55	6	1	—	7
41—50	84	16	6	6	22
51—60	73	10	5	4	15
61—70	58	10	7	4	17
71—80	31	4	8	3	12
81—90	15	5	3	3	8
	579	56	31	22	87

2) Weiber.

Alter	Zahl	Partiell oblit.	Total oblit.	Zugleich adhärent	Total
0	46	—	—	—	—
1	58	—	—	—	—
2—10	41	—	—	—	—
11—20	19	1	—	1	1
21—30	23	1	1	1	2
31—40	38	5	4	1	9
41—50	46	13	3	2	16
51—60	60	12	6	3	18
61—70	48	17	7	2	24
71—80	30	8	—	—	8
81—90	17	3	6	3	9
	426	60	27	13	87

Für das männliche Geschlecht erhält man das Verhältnis des Verschlusses zu 15,0 Proz., für das weibliche zu 20,2 Proz. Die Uebersicht ergiebt zugleich, wie wichtig für die Beurteilung solcher Verhältniszahlen die Kenntnis der Zusammensetzung des Beobachtungsmaterials ist. Embryonen und Säuglinge machen fast 23 Prozent aus, beide Altersstufen haben keinen Fall von Verschluß geliefert. Schließt man sie aus, so erhält man für das männliche Geschlecht das Verhältnis von 19,2 Proz., für das weibliche von 26,7 Proz.

Die Länge des obliterierten Wurmfortsatzes ist bei 155 Leichen gemessen worden mit folgendem Ergebnis:

1) Männer.

Alter	Zahl	Länge im Mittel	Min.	Max.
2—10	1	65	—	—
11—20	2	74	73	76
21—30	3	78	70	80
31—40	7	80	46	126
41—50	19	69	45	110
51—60	15	76	25	115
61—70	17	60	22	103
71—80	12	64	35	90
81—90	6	66	40	92

2) Weiber.

Alter	Zahl	Länge im Mittel	Min.	Max.
11—20	1	72	—	—
21—30	1	46	—	—
31—40	8	59	25	90
41—50	8	67	30	100
51—60	18	73	30	150
61—70	24	67	30	120
71—80	8	76	38	160
81—90	6	64	55	75

Als mittlere Länge erhält man für den obliterierten Wurmfortsatz des Mannes 70, der Frau 66 mm, mithin für beide Geschlechter eine erhebliche Verkürzung gegenüber der Norm. Da auch bei vorhandener Obliteration die Länge sehr beträchtlich sein kann, wie die Maxima lehren, halte ich es für fraglich, ob der Schluß richtig ist, daß der kürzere Wurmfortsatz mehr zur Obliteration neigt, ich glaube vielmehr, daß die Verkürzung ungezwungen aus der Narbenschrumpfung sich erklären läßt, mit welcher der Verschluß einhergeht. Nicht immer kommt es zu einer solchen, wie folgende Beobachtung zeigt.

Sektion 342. 1895. 42-jähriger Mann. Wurmfortsatz 80 mm lang, die distalen $^2/_3$ winklig abgebogen, das Mesenteriolum mit dem Bauchfell verwachsen. Nur das proximale Drittel durchgängig, der distale Abschnitt beträchtlich verdickt, bis 16 mm Durchmesser, scheinbar fluktuierend. Bei der Sektion wurde angenommen, daß partieller Hydrops vorliege. Die Untersuchung des gehärteten Präparates ergab, daß das Innere des Wurmfortsatzes von einem Gerüst fibrillären Bindegewebes mit dickwandigen Gefäßen und stellenweise dichter gehäuften Gewebezellen eingenommen wurde, zwischen dem sich reichliches Fettgewebe befand. Die Muskulatur wies eine beträchtliche Verdickung auf, indem die Ringmuskelschicht 1,57, die Längsmuskelschicht 0,78 mm maß. Der Schwund der Schleimhaut war in diesem Fall in ähnlicher

Weise durch Fettansatz überkompensiert, wie dies bei Muskelschwund oder Nierenschwund nicht selten beobachtet wird.

Die Häufigkeit des Verschlusses in den einzelnen Altersklassen ergiebt sich aus folgender Uebersicht, in welcher, um größere Zahlen zu gewinnen, beide Geschlechter vereinigt sind.

Alter	Zahl der Individuen	Zahl der Obliter.	Prozentsatz
2—10	92	1	1,09
11—20	58	3	5,17
21—30	70	5	7,14
31—40	93	16	17,20
41—50	130	38	29,02
51—60	133	33	24,81
61—70	106	41	38,68
71—80	61	20	32,79
81—90	32	17	53,12

Der Grad, in welchem jedes Dezennium an der Zunahme der Häufigkeit beteiligt ist, ergiebt sich aus der Differenz zwischen den einzelnen Gliedern der Reihe.

Alter	Differenz	Alter	Differenz
2—10	—	51—60	— 4,21
11—20	+ 4,08	61—70	+ 13,87
21—30	+ 1,97	71—80	— 5,89
31—40	+ 10,06	81—90	+ 20,33
41—50	+ 11,82		

Abzuwarten wird sein, ob ein viel größeres Beobachtungsmaterial die Unregelmäßigkeiten in dem Gang der Differenzen beseitigen wird. Erhalten sie sich, so weist dies auf zufällige, nicht gesetzmäßige Einwirkungen hin. Im großen und ganzen läßt sich die mit dem Alter zunehmende Häufigkeit des Wurmfortsatzverschlusses nicht verkennen. Aber auch in den höchsten Altersstufen ist der Verschluß nur in der Hälfte der Fälle ein gänzlicher, in der anderen Hälfte ein teilweiser und beide Arten des Verschlusses kommen bereits in einem Lebensalter vor, in welchem die Entwickelung des Wurmfortsatzes überhaupt noch nicht vollendet ist. Dazu kommt, daß nahezu die Hälfte der Bevölkerung bis in das höchste Alter einen normalen Wurmfortsatz behält.

Ehe man sich entschließt, auf solche Grundlagen hin eine physiologische Rückbildung des Organs anzunehmen, wird es angezeigt sein zu prüfen, ob die thatsächlich vorhandene Häufigkeit des Verschlusses nicht auf pathologische Einwirkungen sich zurückführen läßt.

Nur selten ergiebt sich die Ursache des Verschlusses unmittelbar aus dem Befund. In dieser Beziehung hebe ich zwei Fälle hervor:

1) 9-jähriger, nach dreitägiger Krankheit an Diphtherie verstorbener Knabe. Im Wurmfortsatz ein ellipsoidisches, von steifen Haaren durchsetztes, 5 mm langes bis 3 mm dickes Kotkonkrement. An der Lagerungsstelle des Konkrements einige gezackte, schwarzgraue Narben in der Schleimhaut. Der anstoßende distale Teil des Wurmfortsatzes narbig obliteriert.

2) 19-jähriger Mann. Tod durch Erhängen. Der Wurmfortsatz längs der lateralen Fläche des aufsteigenden Colon nach oben sich erstreckend, das Ende hackenförmig medianwärts umgebogen und sowohl an das Colon wie an das Bauchfell durch eine Anzahl dünner Bindegewebsfäden lose befestigt. Seine Länge 73 mm, das Ende in der Länge von 17 mm unzugänglich, an Stelle der Lichtung weißes Bindegewebe, gerade vor dem Verschluß ein linsengroßes bräunliches Konkrement und zwei schwarze, glänzende, harte Fruchtkerne. Beide Fälle gehören dem Lebensalter an, in welchem der Körper seine Entwickelung noch nicht vollendet hat, damit kommt die Annahme einer senilen Involution in Wegfall. Die andere Annahme liegt näher, daß der Kotstein die Ursache der partiellen Obliteration gewesen ist.

Willkürlich würde es sein, aus der Thatsache, daß Kotsteine im Wurmfortsatz häufig sind, den Schluß zu ziehen, daß alle Obliterationen von solchen abhängig sind. Die Coprolithiasis ist nur eine von den Ursachen, welche das Epithel des Wurmfortsatzes zu zerstören und dadurch ein Geschwür zu erzeugen vermögen. Jeder andere Prozeß, welcher Geschwüre erzeugt, kann bei der Enge der Lichtung Verschluß herbeiführen.

Ich führe als Beispiel für das Typhoid folgende eigene Beobachtung an: 20-jähriger Seminarist, 3. September 1896 an Typhoid erkrankt, 1. Oktober mittags plötzlich Erscheinungen von Darmdurchbruch. Tod den 2. Oktober morgens 7 Uhr. Sektion 2. Oktober mittags; linsengrosser Durchbruch eines 35 mm im Durchmesser haltenden Geschwürs des Ileumendes. Der Wurmfortsatz 90 mm lang, durchweg offen, im Inneren ein Stück Eischale, die Schleimhaut des Endes ulceriert, der Saum des Geschwürs verdickt, graugelblichweiß, trüb. Nichts steht der Annahme entgegen, daß aus einem solchen Geschwür eine Obliteration des Endes des Wurmfortsatzes hervorgehen kann.

Daß die Dysenterie Geschwüre im Wurmfortsatz zu erzeugen vermag, konnte ich auch durch eigene Beobachtungen belegen.

Die Häufigkeit der Tuberculose im Wurmfortsatz ist bekannt. Zum Beweis, daß auch bei vorhandener Tuberkulose die Beurteilung eines teilweisen Verschlusses des Wurmfortsatzes Schwierigkeiten bereiten kann, führe ich folgenden Fall an:

48-jähriger Mann mit vorgeschrittener Lungentuberkulose und Ringgeschwüren im Colon ascendens. Der Wurmfortsatz 94 mm lang, sein proximaler Abschnitt auf 54 mm Länge, 6 mm im Durchmesser, offen, die Schleimhaut bleich und glatt. Am Ende dieser Strecke eine umschriebene Narbenobliteration. Der distale Abschnitt auf 12 mm Durchmesser verdickt, fluktuierend, im Inneren zäher, farbloser, klarer Schleim. Der Fall läßt an die Heilung eines Tuberkelgeschwürs denken. Aber der Mann hatte außerdem eine Narbe der Vorhaut und ausgedehnte braune Narben an den Unterschenkeln, wie sie syphilitische Geschwüre zu hinterlassen pflegen, ohne entsprechende Varixbildung. Dieser Befund läßt an die weitere Möglichkeit denken, daß ulceröse Syphilis den Wurmfortsatz befallen hat, und unter Narbenbildung ausgeheilt ist. Das sind die beiden Annahmen, zu welchen der objektive Befund Anhalt gewährt, andere Möglichkeiten sind nicht ausgeschlossen.

Die bis jetzt besprochenen Fälle haben das gemeinsam, daß der Wurmformsatz selbst der Ausgangspunkt für den Verschluß ist. Noch eine Möglichkeit liegt vor, ich bin auf sie aufmerksam geworden durch die Sektion eines 26-jährigen, an Endocarditis verstorbenen Mannes, welcher niemals Beschwerden in der rechten Hüftgrube dargeboten hatte. Sein Wurmfortsatz war bei einer Länge von 110 mm am Ende auf 15 mm obliteriert. Embolische Narben in beiden Nieren. Dem Verhalten der Gefäße des Wurmfortsatzes ist seitdem größere Aufmerksamkeit geschenkt worden, wiederholt hat sich der Befund ergeben, daß mit der partiellen Obliteration des Wurmfortsatzes eine abrupte Reduktion seiner Gefäße zusammentraf. Auch Lafforgue ist solchen Fällen begegnet. Das thatsächliche Zusammentreffen einer Obliteration des Wurmfortsatzes mit embolischer Verlegung einer Anzahl von Aesten der Arteria mesenterica superior bot die Leiche einer 81-jährigen Frau: Thrombose der linken Herzhälfte. Aeltere und frische embolische Herde in Gehirn und Nieren. Embolie der Arteria mesenterica superior, Obliteration des Wurmfortsatzes. Wenn die Anastomosen der Aeste der Arteria mesenterica superior

nicht bis zur Arteria appendicularis sich erstrecken, dann wird die Schleimhaut des Wurmfortsatzes bei embolischer Absperrung der Blutzufuhr sich nicht anders verhalten als die Magenschleimhaut. Die Häufigkeit der embolischen Nekrosen der Magenschleimhaut ist bekannt. Kommt es zu einer solchen im Wurmfortsatz, so werden die örtlichen Verhältnisse, namentlich die Enge der Lichtung, die Gefahr mit sich bringen, daß die aus der Abstoßung des Nekrotischen sich ergebende Verschwärung zur Verwachsung der granulierenden Flächen führt.

Unter den Gründen für die Annahme einer vom Ende gegen den Ansatz fortschreitenden physiologischen Involution des Wurmfortsatzes ist das vom Normalen abweichende Verhalten angeführt worden, welches die Schleimhaut, namentlich die Drüsenschicht in der Nähe des Verschlusses zeigt. Die Nachprüfung der Beschreibungen, welche Ribbert und Zuckerkandl gegeben haben, hat im großen und ganzen eine Uebereinstimmung mit deren Befunden ergeben. Es lassen sich auch Fälle denken, in welchen eine fortschreitende Obliteration Platz greift, z. B. bei Syphilis, aber diese Fälle sind selten, und was die Hauptsache ist, sie sind pathologisch. Für die Mehrzahl der Fälle dürfte die Annahme zutreffen, daß die Abweichungen im Bau der Schleimhaut Folge des ungleichförmigen Narbenzuges an der Verschlußstelle sind, denn ganz ähnliche Abweichungen finden sich in der Magen- und Dickdarmschleimhaut in der Umgebung von Narben.

Als wichtiges Argument für seine Auffassung von dem Obliterationsprozeß führt Ribbert das typische mikroskopische Verhalten des obliterierten Teiles des Wurmfortsatzes an. Derselbe zeigt in seiner Mitte, der früheren Mucosa entsprechend, ein mehr oder minder zellreiches, oft radiär angeordnetes Gewebe, das manchmal ein kleines centrales Lumen konserviert hat, welches von einem feinen kernarmen Fasergeflecht durchzogen wird. An dieses schließt sich nach außen mit unveränderter Struktur die Submucosa und Muscularis und Serosa an. Dieses regelmäßige Verhalten schließt nach Ribbert's Ansicht die Entstehung durch eine Entzündung aus, für welche auch gewöhnlich in dem vor der Obliteration gelegenen Teil genügende Anhaltspunkte, besonders Narben fehlen, und Adhäsionen für Entzündung im Inneren nicht maßgebend sind, da sie sich auch an ganz normalen Wurmfortsätzen zeigen. Der Verlauf des Obliterationsprozesses ist nach Ribbert kurz der, daß nach gleichzeitigem oder voraufgegangenem Verlust der Drüsen eine Verwachsung des Bindegewebes der Mu-

cosa eintritt. ZUCKERKANDL nimmt eine Atrophie der Schleimhaut an, in deren Verlauf es zum Abstoßen der Drüsen und Verwachsung des Bindegewebes kommt, er legt dabei Gewicht auf eine Verdickung der Submucosa unter Fettanhäufung, die gleichzeitig oder schon vorher stattfinden soll.

An vielen Quer- und Längsschnitten durch obliterierte Wurmfortsätze konnte ich das gleiche Bild beobachten, wie es RIBBERT darstellt und ich habe dieser Beschreibung nichts hinzuzufügen. Nur habe ich mich nicht überzeugen können, daß der centrale kernreichere Gewebsteil, welcher den früheren Platz der Mucosa einnimmt, ein Rest derselben ist. Eine scharfe Trennung dieser Partie von der Submucosa besteht nicht, auch konnte ich niemals, auch nur stellenweise, ein Bestehenbleiben des cirkulären Teiles der Muscularis mucosae konstatieren, worauf schon STEINER aufmerksam gemacht hat. Käme die Obliteration durch einfaches Zusammenwachsen der inneren Oberflächen der drüsenlosen Mucosa zustande, so müßte sich doch wenigstens stellenweise diese Grenzschicht einmal markieren. Wie BIERHOFF und STEINER halte ich diesen zellreicheren Teil für die oberste, noch im Stadium der Granulation begriffene Schicht der Submucosa. Bei dieser Deutung entsteht sogleich die Frage, ob in den oberflächlichen Schichten der Submucosa eine ausgedehntere Granulation Platz greifen kann, ohne die nach der Muscularis zu gelegenen, peripheren Teile derselben in ihrer Struktur wesentlich zu alterieren. Einen hierfür beweisenden Befund erhob ich an einem 19-jährigen Mädchen, das an Nephritis gestorben war. Der Wurmfortsatz war 72 mm lang, das distale Ende auf 18 mm obliteriert. Der kurz vor dem Beginn des Verschlusses gelegte Querschnitt zeigt nur noch an einigen Stellen drüsenführende Reste der Mucosa; dieselben liegen einem dicken Granulationslager auf, in welchem sich einige Follikel nur noch stellenweise abgrenzen lassen. An den zwischenliegenden Stellen fehlt die Mucosa und das Lumen ist von rundzelligem Granulationsgewebe begrenzt, dasselbe geht ohne scharfe Grenze in die Submucosa über. Diese ist nach der Muscularis zu aus festerem fibrillären Bindegewebe zusammengesetzt, in welches dickwandige Gefäße und etwas Fett eingelagert sind. Die Muskulatur ist intakt. Die Submucosa verdickt, mit zahlreichen Gefäßen.

In der distalen, seitlich komprimierten, obliterierten Partie besteht noch ein sehr feines exzentrisches Lumen, das von sehr zellreichem Gewebe umgeben ist. Centralwärts finden sich noch

einige Anhäufungen des gleichen Gewebes, Follikeln ähnlich, in der Umgebung von Gefäßen. Zwischen diesen centralen Teilen und der gut konservierten Muskulatur liegt eine dicke Schicht fibrillären Bindegewebes mit spärlichen Fettzellen.

Die regelmäßige Schichtung und typische Anordnung der Gewebspartien in dem verschlossenen Bezirk läßt sich meiner Meinung nach ungezwungen als Folge eines entzündlichen Prozesses deuten unter dem Gesichtspunkt, daß die Mucosa völlig abgestoßen würde und der granulierende oberflächliche Teil der Submucosa den zellreichen centralen Strang darstellt. Bedenkt man außerdem noch, daß dieses zellreiche Gewebe jedenfalls das Vorstadium darstellt zu dem völlig derben Narbengewebe, wie es bei den ganz geschrumpften Wurmfortsätzen von 2—3 cm Länge und 3—5 mm Dicke beobachtet wird, so erscheint die Erklärung natürlicher, welche das Narbengewebe von einem früheren Granulationsgewebe ableitet, als die andere, welche es aus verwachsener Mucosa ohne Annahme eines pathologischen Prozesses entstehen läßt.

Ein zweiter Punkt in der Ribbert'schen Theorie, der sich discutieren läßt, scheint mir die Annahme der spontanen Abstoßung der Drüsen zu sein, welche den Obliterationsprozeß einleitet. Zuckerkandl sucht dieselbe zu motivieren mit einer Atrophie, der eine Verdickung und Fettanreicherung der Submucosa vorangeht oder parallel läuft. In obliterierten Wurmfortsätzen habe ich diese reichliche Fettanhäufung in den pericentralen, der Submucosa entsprechenden Bezirken ebenfalls häufig sehen können. Im offenen Wurmfortsatz beobachtete ich das gleichzeitige Fehlen der Drüsen nur in einem Falle, nämlich oberhalb des Lagers eines Coprolithen, wo die Submucosa gewissermaßen als Reaktion auf die Gegenwart des Konkrements eine beträchtliche Verdickung und Fetteinlagerung erfahren hatte. Während in dem Steinlager alle Wandschichten fast gleichmäßig verdünnt, aber sonst normal waren, und auch noch reichlich deformierte Drüsen bestanden, fand sich über der verdickten Submucosastelle fast nur noch interglandulares Bindegewebe vor, die Drüsen waren größtenteils ausgefallen und ihre Lagerräume durch hyaline Massen (vom Alkohol gefälltem Schleim) ausgefüllt. Es erscheint auch ganz natürlich, daß die Drüsen auf eine derartige Erkrankung der Submucosa, durch deren Vermittelung sie ihre Nahrungszufuhr erhalten, durch teilweises Absterben reagieren. Immerhin handelt es sich hier um einen chronischen Prozeß, der einer pathologischen Ursache nicht entbehrt.

Bei vielen Gelegenheiten zeigen aber gerade die Drüsen des Wurmfortsatzes eine ziemliche Resistenz gegen schädliche Einflüsse. Einmal betrifft dies ihre Widerstandsfähigkeit gegen Druckwirkungen vom Lumen aus. Ribbert hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß es in Steinlagern wohl zu einer Verdünnung der Mucosa mit Schrägstellung und Deformierung der Drüsen kommt, ein Fehlen derselben und des Epithels konnte er aber nur stellenweise konstatieren. Meine Beobachtungen stimmen mit diesen Angaben völlig überein. Andererseits beweisen die Drüsen auch eine gute Lebensfähigkeit gegenüber pathologischen Prozessen in der Submucosa, besonders akuten, die noch nicht zu erheblicheren Veränderungen der Gefäße geführt haben. So beschreibt Steiner trichterförmige Follikularabscesse, die in der Submucosa confluieren und in derselben ausgedehnte Geschwüre mit fetzigem Rand bilden, nur mit feiner Oeffnung die Mucosa nach dem Lumen zu perforieren, und dieselbe auf die Ausdehnung des Geschwürs von den unteren Schichten der Submucosa abheben. Die Lieberkühn'schen Drüsen waren dabei bis nahe an die Perforationsöffnung erhalten. Einen größeren submucösen Absceß mit Erhaltung der Drüsen konnte ich bei einem 21-jährigen Tuberkulösen beobachten. Der verdickte Wurmfortsatz, dessen Querschnitt noch nach Paraffineinbettung 8 mm maß, zeigte gewissermaßen 2 Lumina, das eine davon wurde von einem Absceß gebildet, welcher die Schleimhaut und den obersten Teil der Submucosa abgehoben und gegen das eigentliche Lumen hin vorgebuchtet hatte. Die Drüsen der ganzen so abgehobenen Scheidewand wiesen zwar Ausbauchungen und Schrägstellung auf, waren aber überall mit gut gefärbten Kernen versehen; ihr Stroma war stellenweise stärker von Rundzellen durchsetzt und von reichlichen, weiten Gefäßen durchzogen, die keine Wandveränderung oder Thrombose zeigten. Bei diesen Thatsachen, welche für eine beträchtliche Widerstandsfähigkeit der drüsigen Elemente gegen pathologische Noxen sprechen, scheint es mir unwahrscheinlich, daß dieselben relativ häufig spontan und ohne pathologische Prozesse abgestoßen werden. Beruht die Abstoßung aber auf einer Veränderung der Submucosa, so wird in jedem Falle erst zu entscheiden sein, ob diese nicht Folge eines pathologischen Prozesses ist. Die Syphilis befällt den Darm nicht selten in schleichendem Verlauf und nicht immer führt sie von vornherein zur Verschwärung. Auch zur Narbenbildung tendierende Formen kommen vor und jeder Abschnitt des Darmkanals kann ihr Sitz werden.

Aus den mitgeteilten Thatsachen ziehe ich folgende Schlüsse:

1) Verschluß des Wurmfortsatzes findet sich mit zunehmender Häufigkeit vom ersten Lebensdezennium bis in das höchste Alter.

2) Teilweiser Verschluß ist häufiger als gänzlicher, nur in einem Teil der Fälle wird das Peritoneum in Mitleidenschaft gezogen.

3) Der Verschluß des Wurmfortsatzes führt in der Regel zu einer Verkürzung. Sie erklärt sich am einfachsten durch die Annahme einer Narbenschrumpfung.

4) Jeder pathologische Prozeß, welcher das Epithel des Wurmfortsatzes zerstört, kann infolge der örtlichen Verhältnisse zum Verschluß führen.

5) Auch in den höchsten Altersstufen besitzt nahezu die Hälfte der Bevölkerung einen durchgängigen Wurmfortsatz.

6) Die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen nötigen nicht zur Annahme einer physiologischen Involution des Wurmfortsatzes.

3. Der Durchbruch des Wurmfortsatzes.

Wie der Darmkanal überhaupt, so ist auch der Wurmfortsatz pathologischen Prozessen unterworfen, welche Geschwüre erzeugen. Wird die Ursache unwirksam, so können sie heilen, vom Sitz und Umfang der Zerstörung wird es abhängen, ob die Heilung bleibende Folgen hinterläßt. Von der einfachen Pigmentierung bis zur narbigen Striktur und von dieser bis zum völligen Verschluß finden sich alle Grade der mit der Heilung verbundenen Folgen. Setzt die Ursache ihr Zerstörungswerk fort oder treten, wenn ihre Wirksamkeit an eine bestimmte Zeitdauer gebunden ist, neue Ursachen hinzu, so kann das Geschwür zum Durchbruch führen.

Mit sehr ungleicher Häufigkeit beteiligen sich die einzelnen Ursachen der Verschwärung an dessen Zustandekommen. Schon aus diesem Grunde muß jede Statistik des Wurmfortsatzdurchbruches dem ätiologischen Moment Rechnung tragen.

Der einfache Katarrh wird nur ausnahmsweise zu dauernder Geschwürsbildung führen, häufiger die Dysenterie in ihren nekrosierenden Formen. Sie wird in der Regel den Dickdarm in höherem Grade heimsuchen als den Wurmfortsatz, dementsprechend enthalten die Sektionsprotokolle des Jenaer pathologischen Instituts wohl Fälle von gleichzeitiger Verschwärung des Dickdarms und Wurmfortsatzes, auch einzelne Fälle von Durchbruch des Dick-

darmes, aber keinen Fall von Durchbruch des Wurmfortsatzes infolge von Dysenterie.

Der Typhus zieht den Wurmfortsatz häufig sowohl in Form von einfacher Typhusneubildung als auch in Form von Verschwärung in Mitleidenschaft, aber nur ein Fall ist unter den 8695 die Jahre 1866 bis 1897 umfassenden Sektionsberichten verzeichnet, in welchem ein Typhusgeschwür zum Durchbruch des Wurmfortsatzes und damit zum Tode geführt hat, der eines 8-jährigen Mädchens. Dies giebt ein Verhältnis von etwas über 0,0001.

Die syphilitischen Darmgeschwüre zeichnen sich in der Regel durch ihre Indolenz aus, das langsame Fortschreiten führt häufig zur Verwachsung benachbarter Darmpartien, die Folge des Durchbruchs ist in diesem Falle eine Fistel. Mindestens drei Fälle von Kommunikation des Wurmfortsatzes mit dem Dünndarm und Dickdarm, welche in den Sektionsberichten enthalten sind, kommen auf Rechnung der Syphilis. Nur in einem Falle hat ein Geschwür im Wurmfortsatz ohne Kotstein oder Tuberkulose, aber bei gleichzeitiger anderweitiger Syphilis im Körper zum Durchbruch mit tödlicher Peritonitis geführt. Dies giebt wieder eine Häufigkeit von etwas über 0,0001.

Tuberkulose ist im Wurmfortsatz sowohl in Form der Knötchenbildung als auch in Form der Verkäsung und der Verschwärung häufig. Dies findet seinen Ausdruck in der größeren Häufigkeit des durch Tuberkulose herbeigeführten Durchbruches, welcher wie bei der Syphilis in einen Nachbardarm, durch die Bauchdecken nach außen oder in die Bauchhöhle erfolgen kann. Die Sektionsberichte weisen 11 Fälle von perforierender Tuberkulose auf, davon haben fünf, 15-, 37-, 64-jähriger Mann, 9-, 22-jährige Frau zur abnormen Kommunikation zweier Darmschlingen, sechs, 20—22—23-jähriger Mann, 13-, 29-, 32-jährige Frau zum Durchbruch geführt. Dies giebt das Verhältnis von 0,0069.

Wesentlich größer ist die Häufigkeit der Kotsteine und ihrer Folgen. Da die anatomische Beschaffenheit der Mündung des Wurmfortsatzes mit der Bildung der Kotsteine in Zusammenhang gebracht worden ist, soll diese zuerst einer Besprechung unterzogen werden.

Nanninga hat im Jahre 1840 unter Anführung der früheren Beobachter die den Eingang zum Wurmfortsatz umgebende Schleimhautfalte als Klappe beschrieben und abgebildet. Sieben Jahre später hat Gerlach sie mit der Kotsteinbildung in Verbindung

gebracht und im Jahre 1859 eine Methode angegeben, um sie leichter sichtbar zu machen.

Steiner hat im Jahre 1882 die Berechtigung der Annahme einer Klappenbildung am Wurmfortsatzeingang nicht bloß an nach Gerlach getrockneten und aufgeblasenen, sondern auch an frischen sowie an sorgfältig gehärteten Präparaten und unter Zuhilfenahme mikroskopischer Untersuchung nachgeprüft. Er konnte am frischen Darm beim Flottierenlassen im Wasser sich nicht von dem Bestehen einer wirklichen Klappe überzeugen. Am gehärteten Präparat konnte er wohl konstatieren, daß die untere Lippe der Wurmfortsatzausmündung mit der Coecalwand einen scharfen, spornartig vorragenden Rand bildet, wobei sich gelegentlich noch nach dem Wurmfortsatzinnern zu eine flache Schleimhauterhebung (zweite Klappe Nanninga's) nachweisen ließ. Auf dem mikroskopischen Querschnitt durch dieses Gebilde konnte Steiner aber nur den Uebergang der Darmhäute des Wurmfortsatzes in die des Coecum erkennen ohne deutliche Faltenbildung der Schleimhaut auf dem Gipfel der Uebergangsstelle.

Ich habe die Angaben Gerlach's und Steiner's sowohl an Präparaten, welche nach den Methoden beider hergestellt waren, als auch am frischen Darm und am durch Eingießen von Alkohol in das Innere und Einlegen des so gefüllten Darmes in Alkohol in natürlicher Lage der Teile gehärteten Darm geprüft. Zur mikroskopischen Untersuchung wurden möglichst durch den Ansatz des Mesenteriolum und senkrecht auf die Uebergangslinie gelegte Längsschnitte durch den Wurmfortsatzanfang und den anliegenden Teil des Coecum verwendet.

Schon makroskopisch konnten ziemliche Unterschiede in der Art des Uebergangs des Wurmfortsatzes in das Coecum auf dem Längsschnitt festgestellt werden. Bei dem einen Extrem, bei welchem am gehärteten Präparat die untere Einmündungslippe des Wurmfortsatzes sich als scharfer Sporn auf dem Durchschnitt markierte, verlief die Wand des Anfangsteils des Wurmfortsatzes auf einige mm in unmittelbarer Anlagerung an die hintere Wand des Coecum, es waren das diejenigen Fälle, die sich durch ein kürzeres Mesenteriolum auszeichneten. In den Fällen von stärkerer Ausbildung des Wurmfortsatzgekröses vollzog sich der Uebergang in einem kleinen Bogen und in einem mehr dem halben rechten genäherten Winkel und auf der gehärteten Schleimhautoberfläche fehlte in diesen Fällen die scharfkantig markierte Uebergangslinie der beiden Organe ineinander.

Mikroskopisch zeigten diese beiden Extreme insofern eine Abweichung von einander, als bei einigen Repräsentanten des spitzwinkligen Einmündungsmodus die Muskulatur des Wurmfortsatzes und des Coecum von der Spitze des „Sporns“ aus 1—2 mm weit, nur von der Subserosa getrennt neben einander verliefen bis zu der Stelle der deutlicheren Trennung der Wurmfortsatzwand von der des Coecum, wo beide Schenkel ihre eigene Serosabekleidung wiedererhalten. Dieses Verhalten erinnert entfernt an das der Muskelschichten der Bauhin'schen Klappe. Bei den anderen Fällen, die einen weniger spitzen Einmündungswinkel beider Organe in einander aufwiesen, wurde diese streckenweise faltenartige nahe Zusammenlagerung der Muskelschichten vermißt. Stärkere faltenartige Erhebungen der Schleimhaut an der Uebergangsstelle habe ich an meinen Präparaten nicht auffinden können, es gelang mir auch nicht, die von Steiner beschriebene sphinkterartige Verdickung der Ringmuskelschicht an der Uebergangsstelle an genau senkrecht zum Faserverlauf gelegten Schnitten nachzuweisen.

Nach diesen Untersuchungsergebnissen halte ich die scharfe untere resp. hintere Einmündungslippe des Wurmfortsatzes nicht für ein Gebilde, dem nach seinem anatomischen Bau die Möglichkeit einer physiologischen Klappenwirkung zugesprochen werden kann. Vielmehr halte ich dieselbe für den künstlich zur Darstellung gebrachten Ausdruck einer exzentrischen Einmündung des Organs in den Blinddarm, die nur in einem Teil der Fälle besteht.

Den Nachweis, daß die Beschaffenheit der Mündung den Eintritt oder Austritt von Substanzen zu verhindern oder zu erschweren vermöge, hat Gerlach nicht einmal versucht. Der von ihm angeführte Grund, daß im höheren Alter Wurmfortsatzdurchbruch infolge von Kotsteinbildung nicht vorkomme, ist nicht richtig. Sucht man das Verhalten der Mündung an der Leiche zu prüfen, so ergiebt sich, daß ein geringer Druckunterschied genügt, um den Inhalt vom Blinddarm in den Wurmfortsatz und umgekehrt übertreten zu lassen. Im Leben ist es die Muskulatur, welche den Druckunterschied erzeugt. Im Verhältnis zur Lichtung ist die Muskulatur des Wurmfortsatzes viel mächtiger als die des Blinddarms, gewiß ist es nicht zufällig, daß er gerade an der Stelle entspringt, an welcher die drei Längsmuskelzüge des Dickdarms sich vereinigen. Jede Zusammenziehung der Längsmuskeln wird, da das Ende blind geschlossen ist, eine Verschiebung des

Inhalts in der Richtung nach dem Blinddarm herbeiführen, umgekehrt wird jede stärkere Füllung des Blinddarms die Mündung des Wurmfortsatzes erweitern und bei Erschlaffung seiner Muskulatur einen Uebertritt von Inhalt im Gefolge haben.

Schon bei dem Embryo findet dies statt, denn man findet, wie schon die alten Anatomen wußten, Wurmfortsatz und Blinddarm mit Meconium gefüllt. Wenn im Säuglingsalter Kotsteine und ihre Folgen sehr selten sind, so erklärt sich dies ohne die Annahme besonderer anatomischer Vorrichtungen aus der Ernährungsweise. Sie ändert sich mit der selbständigen Nahrungsaufnahme. Wenn die folgenden Dezennien eine zunehmende Häufigkeit der Kotsteine und ihrer Folgen aufzuweisen haben, so ist nicht zu übersehen, daß die Jugend in Bezug auf die Einfuhr von Fremdkörpern in den Verdauungskanal sehr wenig vorsichtig ist und daß einmal in den Wurmfortsatz gelangte Fremdkörper Zeit brauchen, um sich zu inkrustieren. Die Rückwirkung auf die Umgebung bedarf gleichfalls der Zeit.

Kotsteine finden sich im Wurmfortsatz nicht selten, ohne daß eine weitere Folge als eine Abflachung und gelegentliche leichte Pigmentierung der Schleimhaut an der Stelle, welcher der Kotstein anliegt, zu verzeichnen wäre. Auch das Schnittpräparat solcher mit dem Kotstein in situ gehärteter Wurmfortsätze zeigt, daß zwar die Schleimhaut eine Verdünnung und die Drüsenschicht eine entsprechende Verlagerung erfährt, daß aber das deckende Epithel erhalten bleiben kann. Erst dessen Zerstörung, mag sie durch mechanische oder chemische Einwirkungen bedingt werden, führt zum Geschwür. Die Untersuchung solcher Wurmfortsätze lehrt, daß in der Peripherie des Kotsteins stets Schizophyten in großer Zahl sich finden und sie sind es voraussichtlich, welche in der gleichen Weise wie bei der Bildung des Zahnsteins und der Mandelsteine einerseits das Wachstum des Konkrements, andererseits die fortschreitende Zerstörung der Wurmfortsatzwand vermitteln. Die recidivierenden Fälle beweisen, daß man in Bezug auf den Verlauf sowohl mit der wechselnden Virulenz der die Wand zerstörenden Schizophyten, als auch mit der nach den Individuen ungleichen und bei demselben Individuum wechselnden Reaktionsfähigkeit des Organismus zu rechnen hat.

Ein großer Teil der Fälle von teilweisem oder gänzlichem Verschluß des Wurmfortsatzes rührt aller Wahrscheinlichkeit nach von Kotsteinen her. Sind diese entleert, so entfällt die Möglichkeit der direkten Beweisführung. Man steht einem solchen Wurm-

fortsatz gerade so gegenüber wie einer Gallenblase, welche nach Ausstoßung des Steines obliteriert ist.

Verwachsungen mit Nachbarorganen sind häufige Folgen der durch Kotsteine bedingten Geschwürsbildung. Wie andere Geschwüre, so können auch diese zu abnormer Kommunikation benachbarter Darmteile unter Entleerung des Kotsteins führen. Die Durchbruchsstelle kann unter Narbenbildung heilen, sie kann zur Entstehung einer bleibenden Fistula bimucosa führen. Sieben solche Fälle, 25-, 28-, 33-, 43-, 51-, 78-jähriger Mann und 56-jährige Frau haben sich bei den 8695 Leichen vorgefunden.

In 43 Fällen sind Kotsteine im Wurmfortsatz die unmittelbare Todesursache gewesen, dies giebt bei 8695 Leichen ein Verhältnis von 4,9 pro Mille. Sie verteilen sich auf Alter und Geschlecht in folgender Weise:

Alter	Männer	Frauen	Zusammen
0	—	—	—
0—1	—	—	—
2—10	4	3	7
11—20	4	—	4
21—30	5	5	10
31—40	7	4	11
41—50	5	—	5
51—60	—	2	2
61—70	2	—	2
71—80	—	1	1
81—90	1	—	1

Die Verhältniszahlen der einzelnen Altersklassen sind folgende:

Alter	Zahl der Todesfälle	Tod durch Kotstein	Verhältnis in $^0/_0$
0—1	1878	—	—
2—10	940	7	7,4
11—20	402	4	9,9
21—30	732	10	13,6
31—40	854	11	12,9
41—50	1040	5	4,8
51—60	994	2	2,0
61—70	1013	2	1,9
71—80	658	1	1,5
81—90	184	1	5,4

Mit Ausnahme des Säuglingsalters weisen die ersten vier Dezennien die höheren Verhältniszahlen auf, jenseits derselben vermindert sich die absolute und relative Häufigkeit, aber bis in das höchste Alter kommen Fälle vor. Aus der Zunahme der Verhältniszahl des neunten Dezenniums auf eine gesteigerte Dispo-

sition schließen zu wollen, wie Einhorn gethan hat, halte ich nicht für gerechtfertigt, glaube vielmehr, daß die Zunahme eine einfache Folge der Thatsache ist, daß die Zahl der Individuen, welche dieser Altersklasse angehören, in der Bevölkerung eine sehr geringe ist. Infolge davon wird überhaupt jede Todesursache, welche bis zu einem gewissen Grad den Charakter des Zufälligen an sich trägt, eine Steigerung der Verhältniszahl in diesem Lebensalter aufweisen.

Die Verteilung auf die beiden Geschlechter weist ein Ueberwiegen der Männer über die Frauen im Verhältnis von 65 zu 35 auf, d. h. es sind annähernd doppelt so viel männliche Individuen der Kotsteinbildung im Wurmfortsatz erlegen als weibliche. Das Verhältnis ändert sich auch nicht, wenn man das Beobachtungsmaterial dadurch zu einem völlig homogenen macht, daß man nur die Angehörigen der Stadt Jena berücksichtigt. Man erhält in diesem Fall 13 Männer auf 7 Frauen und damit wieder genau das Verhältnis von 65 zu 35.

Die Statistiken von Bamberger, Barbier, Crouzet, Fitz, Matterstock weisen auf 1713 Männer 591 Frauen auf, dies giebt ein Verhältnis von 74:26 oder von 3 zu 1. Nach den hiesigen Beobachtungen ist die Beteiligung des weiblichen Geschlechts eine grössere. Das Resultat steht nicht im Einklang mit dem von Einhorn für München gefundenen, nach welchem das weibliche Geschlecht nicht nur in gleicher Zahl wie das männliche, sondern sogar etwas überwiegend (57 : 55) beteiligt sein soll. Das Beobachtungsmaterial Einhorn's ist umfangreicher als das hiesige, es stützt sich auf 18000 in den 35 Jahren von 1854—1889 in München secierte Leichen. Das Jenaer Beobachtungsmaterial umfaßt 8695 Sectionen in $31^1/_2$ Jahren. Für den Wahrscheinlichkeitsgrad des Resultates kommt aber nicht nur der Umfang, sondern auch der Wert des Beobachtungsmaterials in Betracht. Er ergiebt sich aus dem Verhältnis, in welchem die Bevölkerung zu den Sektionen herangezogen wird. Nimmt man für München die mittlere Bevölkerung des 35-jährigen Zeitraumes, welchen die Beobachtungen umfassen, zu 200000 Seelen und die Sterblichkeitsrate entsprechend jener vom Jahr 1890 zu 28,7 pro Mille an, so ergeben sich für das Jahr durchschnittlich 5740 Todesfälle. Da die 18000 Sektionen auf 35 Jahre sich verteilen, kommen auf das Jahr durchschnittlich 514 Sektionen. Auf 5740 Todesfälle berechnet, giebt dies 9 Proz. der Todesfälle, welche zur Sektion gekommen sind.

Die mittlere Bevölkerung Jenas berechnet sich für den $31^1/_2$ jährigen Zeitraum auf 12 000 Seelen, die mittlere Sterblichkeitsrate auf 28 pro Mille. Ihre Höhe erklärt sich aus der Thatsache, daß Jena die Landesheilanstalten für das Großherzogtum Weimar enthält. Da in den $31^1/_2$ Jahren 8695 Sektionen vorgenommen worden sind, kommen auf das Jahr 275. Den 336 Todesfällen, welche durchschnittlich auf das Jahr kommen, stehen 275 Sektionen gegenüber, mithin ist bei 82 Prozent der Verstorbenen die Todesursache durch die Sektion erhoben worden. Ich schließe aus diesen Thatsachen, daß dem in Jena gewonnenen Resultat, welches die gesamte Bevölkerung, nicht nur die in den Landesheilanstalten Verstorbenen zur Unterlage hat, die größere Wahrscheinlichkeit zukommt. Gewißheit könnte nur die obligatorische Erhebung der Todesursachen durch die Sektion aller Verstorbenen geben.

Benutzte Litteratur.

Bamberger, Ueber die Perforation des wurmförmigen Anhangs. Verhandlungen der phys.-med. Ges. in Würzburg, 1859, IX.

Barbier, De l'appendicite et en particulier de la colique appendiculaire. Gaz. méd. de Paris, 1892.

Berry, The anatomy of the vermiform appendix. Anatom. Anz., Bd. 10, S. 761. The coecal folds and fossae. Edinb. 1897.

Bierhoff, Beiträge zu den Erkrankungen des Wurmfortsatzes. Deutsches Arch. f. klin. Med., Bd. 27, S. 248.

Bossard, Ueber die Verschwärung und Durchbohrung des Wurmfortsatzes. Diss. Zürich, 1869.

Bryant, Boston Med. Surg. Journ., 1887, Vol. 116, pg. 33. Annals of surgery, 1893, T. 17.

Clado, Appendice caecal, anatomie, embryologie, anatomie comparée, bactériologie normale et pathologique. Comptes rendues. Soc. de biol., 1892.

Claus, Spontane Darmperforationen. Inaug.-Diss., Zürich 1855.

Crouzet, Des perforations spontanées de l'appendice ilio-caecal. Thèse de Paris, 1865.

Einhorn, Ueber Perforationen des Processus vermiformis und des Coecum. Münch. klin. Wochenschr., 1891, No. 7 u. 8.

Ekehorn, Bacterium coli commune, eine Ursache der Appendicitis. Upsala, Förhandlingar, XXVIII, p. 113.

Fergusson, Some important points regarding the appendix vermiformis. Amer. Journ. of med. Sciences, 1891.

Finnell, The significance of calcareous concretions in the vermiform process. Med. Record, 1869, IV.

Fitz, Perforating inflammation of the vermiform appendix with special reference to its early diagnosis and treatment. Amer. Journ. of. med. Sciences, 1886, Oct.

Fowler, Trans. of the med. Soc. New York, 1891, p. 245. Annals of surgery, 1893, T. 17.

Gerlach, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Wurmfortsatzes. Wissenschaftl. Mitteil. d. physik.-med. Societät zu Erlangen, 1859. Zeitschr. für rationelle Medizin, 1847, S. 12.

Graser, Ueber Wurmfortsatzperitonitis und ihre Behandlung. Arch. f. deutsche Chirurgie, 1891, Bd. 41.

Hewson, The anatomy of the vermiform appendix. Amer. Journ. of med. Sciences, 1893, August, p. 133.

Juvara, Bulletin de la Soc. anat. de Paris, 5. Sér., T. VIII, 1894, p. 934.

Jversen, Einige Bemerkungen über Appendicitis und ihre Behandlung. Deutsche med. Wochenschr., 1891, No. 12.

Kelynack, The pathology of the vermiform appendix, London 1893.
Kraussold, Ueber die Krankheiten des Processus vermiformis und Coecum und ihre Behandlung. Volkmann's Sammlg. klin. Vortr., No. 191.
Lafforgue, Recherches anatomiques sur l'appendice vermiculaire du caecum. Internat. Monatsschr. f. Anatomie, Bd. 10, H. 5, p. 141.
Langheld, Ueber die Aetiologie der Perityphlitis, 1893. Diss.
Mariage, Contribution à l'étude de l'intervention chirurgicale dans les inflammations pericaecales. Paris 1891.
Matterstock, Perityphlitis. Gerhardt's Handbuch der Kinderkrankheiten, Bd. 4, Abt. 2.
Maurin, Essai sur l'appendicite et la péritonite appendiculaire. Thèse de Paris, 1890.
Rausshoff, Considerations on the anatomy, physiology and pathology of the caecum and appendix. Journ. Amer. med. Assoc., XI, 1888.
Renvers, Zur Pathologie und Therapie der Perityphlitis. Deutsche med. Wochenschr., 1891.
Ribbert, Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Wurmfortsatzes. Virchow's Archiv, Bd. 132, 1893.
Schnürer, Ueber die Perforation des wurmförmigen Fortsatzes. Diss. Erlangen, 1854.
Senn, Appendicitis obliterans. Journal of the Amer. med. Assoc., 1894, March 24.
Smith, The appendix vermiformis its function, pathology and treatment. Journal of the Amer. med. Assoc., X, 77, 1888.
Sonnenburg, Pathologie und Therapie der Perityphlitis. Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie, Bd. 41.
Steiner, Zur pathologischen Anatomie des Wurmfortsatzes. Diss. Basel, 1882.
Struthers, Varieties of the vermiform appendix, caecum and ileocolic valve in man. Edinb. med. Journal, Oct. 1893.
Toft, Om ulceration og perforation of processus vermiformis. Diss. Kopenhagen, 1868.
Toldt, Die Formbildung des menschlichen Blinddarms. Sitzungsber. der k. k. Akademie zu Wien, Math.-naturw. Cl., Bd. 103. Verhandl. der anat. Gesellschaft, 1894.
Treves, The anatomy of the intestinal canal and peritoneum in man. Brit. med. Journ., 1885, I, 527.
Volz, Die durch Kotsteine bedingte Durchbohrung des Wurmfortsatzes. Karlsruhe 1846.
Waldeyer, Hernia retroperitonealis. Virchow's Arch., Bd. 21, S. 285.
Zuckerkandl, Ueber die Obliteration des Wurmfortsatzes beim Menschen. Anatom. Hefte, H. 11, S. 99.

Jahresbericht
der
Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena
für das Jahr 1896 erstattet von
G. Leubuscher,
d. Z. I. Vorsitzenden.

I. Im Laufe des Jahres 1896 fanden 14 Gesamtsitzungen und 7 Sitzungen der Sektion für Heilkunde statt. Die Zahl der Vorträge und Demonstrationen war in den Gesamtsitzungen 20; in der Sektion für Heilkunde 23.

A. Gesamtsitzungen.

1. Sitzung am 10. Januar.

Herr Detmer: Ueber Catinga und Strandvegetation in Brasilien.

2. Sitzung am 24. Januar.

Herr Binswanger: Demonstration eines Falles von Mikrocephalie.
„ Kükenthal: Die Alfuren von Halmaheira.

3. Sitzung am 7. Februar.

Herr Winkelmann: Ueber die neuen Strahlen von Röntgen.

4. Sitzung am 21. Februar.

Herr Winkelmann: Wiederholung des Vortrages der vorhergegangenen Sitzung.

5. Sitzung am 1. Mai.

Herr Linck: Ueber die Beziehungen zwischen dem Krystall und seiner chemischen Zusammensetzung.

6. Sitzung am 15. Mai.

Herr Gärtner: Jenner, Pocken- und Schutzimpfung.

7. Sitzung am 5. Juni.

Herr v. Bardeleben: Eine neue Theorie der Spermatogenese.

8. Sitzung am 19. Juni.

Herr Matte: Demonstration labyrinthloser Tiere.
„ Verworn: Die sogenannte Hypnose bei Tieren.

9. Sitzung am 3. Juli.

Herr Winkelmann: Einige Eigenschaften der Röntgen'schen Strahlen.

10. Sitzung am 17. Juli.

Herr Biedermann: Ueber die Atmung bei Reptilien und Vögeln.

11. Sitzung am 30. Oktober.

Herr v. Bardeleben: 1) Ueber Holzin.
2) Ueber Sichtbarmachung von Herz und Zwerchfellbewegungen durch Röntgen Strahlen.
„ Detmer: Ueber die Pfeffer'schen Untersuchungen, das Fieber bei Pflanzen betreffend.

12. Sitzung am 13. November.

Herr Verworn: Demonstration von ägyptischen Brillenschlangen.
„ Haeckel: Zur Stammesgeschichte der Gliedertiere.

13. Sitzung am 27. November.

Herr Schott: 1) Ueber elektrisches Kapillarlicht.
2) Neuerung beim Gasglühlicht.

14. Sitzung am 11. Dezember.

Herr Walther: Die Entstehung des Saalthales bei Jena.
„ Römer: Demonstration.

B. Sektion für Heilkunde[1]).

1. Sitzung am 30. Januar.

Herr Ziehen: Psychophysische Messungen bei Geisteskranken.
„ Gumprecht: Leukämie.

2. Sitzung am 13. Februar.

Herr Stintzing: 1) Ein Fall von Dystrophia muscularis.
2) Ein Fall von multiplen Lipomen.
„ Riedel: 1) Ein Fall von Schädeltuberkulose.
2) Ein Fall eines sehr großen Abscesses zwischen Dura und Schädel.
3) Ein Fall einer Hirnoperation.

1) Nach Mitteilung des Herrn Dr. Matthes, Schriftführer der Sektion.

Herr Gärtner: 1) Arsenikvergiftung.
2) Bierverfälschung mittelst Saccharin.

3. Sitzung am 26. Februar.

Herr Wagenmann: 1) Das Auftreten von Riesenzellen und Cholestearinkrystallen und deren Bedeutung für die Resorption bei einem Falle von plastischer Chorioiditis mit sekundärer Netzhautablösung.
2) Die Einheilung von Silberkugeln in dem Scleralsack.
„ Krehl: Ueber die Nylander'sche Probe.
„ Bacchus: Ueber Tannigen.

4. Sitzung am 6. Mai.

Herr Krehl: Neuritis nach Trauma.
„ Leubuscher: Ueber Resorption von der Vaginalschleimhaut aus.

5. Sitzung am 5. November.

Herr Riedel: Ueber einen Fall von Ileus.
„ Skutsch: 1) Ueber Melaena.
2) Operatives (Haematometra unilateralis; Laparatomien ohne Narkose; vaginale Totalexstirpation mittelst Pacquelin).
„ Falk: Deciduoma.

6. Sitzung am 20. November.

Herr Schäfer: Stoffwechseluntersuchungen bei einem Fall von zirkulärem Irresein.
„ Wagenmann: Ueber gichtische Augenerkrankungen.

7. Sitzung am 3. Dezember.

Herr Wagenmann: Vorstellung eines Patienten mit Mißbildung (subconjunctivales Lipom).
„ Riedel: Prävesicaler Absceß.

Der Andrang zu dem in der Gesamtsitzung vom 7. Februar gehaltenen Vortrage des Herr Winkelmann, über die kurz zuvor von Röntgen entdeckten neuen Strahlen, war so gewaltig, daß der Vortragende in entgegenkommender Weise 14 Tage darauf noch einmal denselben Vortrag hielt. Um einer nochmaligen Ueberfüllung des, für etwa 120 Personen Raum bietenden, Auditoriums vorzubeugen, waren das zweite Mal für Nichtmitglieder Karten in beschränkter Zahl ausgegeben worden — ein Verfahren, das sich für analoge Fälle empfehlen dürfte.

II. Bibliothekarischer Bericht. Zu den 86 Gesellschaften, Redaktionen u. s. w., mit denen 1895 Tauschverkehr unterhalten wurde, kamen 1896 neu hinzu zwei:
1) Naturwissenschaftlicher Verein in Hamburg.
2) Faculté des sciences de Marseille.

In beiden Fällen wurden auch die früheren Veröffentlichungen der Gesellschaften von Anbeginn an gegen Nachlieferung der entsprechenden Bände unserer „Zeitschrift" erworben.

Eine Gesellschaft, die Physiologische Gesellschaft in Berlin, mit der bisher getauscht wurde, zog ihre Hauptveröffentlichung (Centralblatt f. Physiologie) vom Tausche zurück und lieferte nur mehr ihre Verhandlungen; unsere Gesellschaft hob daher den Tausch ganz auf.

Der Tauschverkehr umfaßt also jetzt 87 Gesellschaften, Redaktionen u. s. w.

Mit 9 Gesellschaften wurde der Tausch bis auf weiteres unterbrochen, da sie längere Zeit trotz wiederholter Reklamationen nichts geschickt haben.

Die Reihe der Veröffentlichungen durch Tausch zu vervollständigen gelang bei:

1) U. S. National Museum, Washington,
2) U. S. Geological Survey, Washington.

Außerdem ging eine Anzahl von periodischen Veröffentlichungen und einzelnen Schriften teils als Geschenk, teils mit der Bitte um Tausch ein, ohne daß auf letzteren eingegangen werden konnte.

Mit einigen Gesellschaften und Redaktionen schweben noch Verhandlungen betr. Tausch oder Ergänzung.

Danach stellte sich im Jahre 1896 die Liste der Gesellschaften und Redaktionen, deren Publikationen die Medizinisch-naturwissenschaftliche Gesellschaft teils im Tauschverkehr, teils als Geschenk erhält, folgendermaßen:

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Deutsches Reich.	
1)	Berlin	Medizinische Gesellschaft	Verhandlungen.
2)	„	Gesellschaft naturf. Freunde	Sitzungsberichte.
3)	Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
4)	Breslau	Schlesische Gesellschaft f. vaterländische Kultur	Jahresberichte.
5)	Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
6)	Elberfeld	Naturwiss. Verein	Jahresbericht.
7)	Erlangen	Physik.-med. Sozietät	Sitzungsberichte.
8)	Frankfurt a. M.	Senkenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
9)	„	„ „ „	Berichte.
10)	„	„ „ „	Kataloge.
11)	Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
12)	Gießen	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik etc.	
13)	„	„ „ Abt. für Ontogenie etc.	
14)	Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Verhandlungen.
15)	„	„ „	Katalog der Bibliothek.

Ort:	Name der Gesellschft oder der Redaktion:	Schriften:
16) Halle	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
17) „	„ „	Berichte.
18) Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
19) „	„ „	Verhandlungen.
20) Hanau	Wetterauische Gesellschaft für die gesamte Naturkunde	Berichte.
21) Heidelberg	Morphologisches Jahrbuch.	
22) Helgoland, Kiel	Biologische Anstalt, Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	Veröffentlichungen.
23) Kassel	Botanisches Centralblatt.	
24) „	Verein für Naturkunde	Berichte.
25) Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.
26) Lüneburg	Naturwissensch. Verein	Jahreshefte.
27) München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
28) „	„ „	Sitzungsberichte.
29) Münster	Westfälischer Provinzialverein f. Wissenschaft und Kunst	Jahresberichte.
30) Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
31) Wiesbaden	Nassauischer Verein f. Naturkunde	Jahrbücher.
32) Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
33) „	„ „ „	Verhandlungen.

Oesterreich-Ungarn.

34) Budapest	Ungarische Akademie der Wissenschaften	Math.-Naturw. Berichte.
35) „	Ungar. Naturwiss. Gesellschaft	Einzelschriften.
36) Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
37) Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
38) Prag	K. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften	Abhandlungen.
39) „	„ „	Sitzungsberichte.
40) „	„ „	Jahresberichte.
41) Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften
42) „	„ „	Sitzungsberichte.
43) „	„ „	Anzeiger.
44) „	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
45) „	„ „	Verhandlungen.
46) „	„ „	Abhandlungen.
47) „	K. K. Zoolog.-Botan. Gesellsch.	Verhandlungen.

Schweiz.

48) Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
49) „	„ „ „	Verhandlungen.
50) „	„ „ „	Compte Rendu.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
51) Frauenfeld	Thurgauische Naturf. Gesellschaft	Mitteilungen.
52) Genf	Institut National Genevois	Bulletin.

Italien.

53) Bologna	Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna	Memorie.
54) Florenz	Società botanica Italiana	Nuovo Giornale.
55) „	„ „ „	Bullettino.
56) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
57) „	„ „ „	Memorie.
58) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
59) „	„ „	Rendiconti.
60) „	Zoologische Station	Mitteilungen.
61) Padua	R. Stazione Bacologica	Pubblicazioni.
62) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti.
63) „	„ „ „ „	Processi verbali.
64) Turin	Archives Italiennes de Biologie.	
65) „	Archivio per le Scienze Mediche.	
66) „	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
67) „	„ „	Atti.
68) „	„ „	Osservazioni meteorologiche.

Frankreich.

69) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin
70) „	„ „ „	Mémoires.
71) Marseille	Musée d'histoire naturelle (Zoologie)	Annales.
72) „	Faculté des sciences	Annales.
73) „	„ „ „	Annales de l'Inst. botanico-géolog. colonial.
74) Paris	Musée d'histoire naturelle	Archives.
75) „	„ „ „	Bulletins.
76) „	Société zoologique de France	Mémoires.
77) „	„ „ „	Bulletin.

Belgien.

78) Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts	Bulletins.
79) „	„ „	Annuaire.
80) „	Société entomologique	Annales.
81) „	„ „	Mémoires.
82) „	Universität	Revue.
83) Löwen	La Cellule.	
84) Lüttich	Archives de Biologie.	

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften.
		Holland.	
85)	Amsterdam	K. Akademie van Wetenschapen, Wis- en natuurkundige Afdeeling	Verhandelingen.
86)	„	„ „	Verslagen.
87)	„	„ „	Jaarboek.
88)	's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
89)	Haarlem	Musée Teyler	Archives.
90)	Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift.
		Luxemburg.	
91)	Luxemburg	Institut Grand Ducal, Sect. d. sciences natur. et math.	Publications.
		Großbritannien.	
92)	Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
93)	„	„ „	Proceedings.
94)	Dublin	The R. Dublin Society	Transactions.
95)	„	„ „ „	Proceedings.
96)	Edinburgh	Royal Society	Transactions.
97)	„	„ „	Proceedings.
98)	„	R. Physical Society	Proceedings.
99)	London	Linnean Society	Transactions.
100)	„	„ „	Journal.
101)	„	R. Microscopical Society	Journal.
102)	„	Royal Society	Philosoph. Transactions.
103)	„	„ „	Proceedings.
104)	„	Zoological Society	Transactions.
105)	„	„ „	Proceedings.
106)	Oxford	Quarterly Journal of Microscopical Science.	
		Dänemark.	
107)	Kopenhagen	K. Danske Videnskaberner Selskab	Skrifter.
108)	„	„ „ „ „	Oversigt.
		Norwegen.	
109)	Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
110)	„	„ „ „	Norsk Magazin.
		Schweden.	
111)	Stockholm	Nordiskt Medicinskt Arkiv.	
112)	„	Svenska Läkare Sällskap	Hygiea.
113)	„	„ „ „	Förhandlingar.
114)	„	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
115)	„	„ „	Bihang.
116)	„	„ „	Öfversigt.
117)	„	„ „	Lefnadsteckningar.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
118) Upsala	Kongl. Vetenskapssocietet	Nova Acta.
119) "	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
120) "	"	Läkare Förenings Förhandlingar.

Rußland.

121) Helsingfors	Finska Vetenskaps Societet	Acta.
122) "	" " "	Öfversigt.
123) "	" " "	Bidrag till Kännedom of Finnlands Natur och Folk.
124) "	" " "	Observations météorolog.
125) Moskau	Société Impériale des naturalistes	Bulletin.
126) St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
127) "	" "	Bulletin.

Rumänien.

128) Jassy	Société des médecins et des naturalistes	Bulletin.

Nordamerika.

I. Canada.

129) Halifax	The Nova Scotian Institute of Natural Science	Transactions and Proceedings.
130) Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings.
131) Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.

II. Vereinigte Staaten.

132) Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
133) Boston	Society of Natural History	Memoirs.
134) "	" " " "	Proceedings.
135) "	" " " "	Occasional Papers.
136) Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
137) "	" " " "	Annual Report.
138) "	" " " "	Bulletins.
139) Chicago	Academy of Sciences	Report.
140) "	" " "	Bulletin.
141) Granville (Ohio)	Denison University	Bull. of the Scientific Laboratories.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
142)	St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
143)	New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
144)	„	The American Journal of Science.	
145)	Philadelphia	Journal of Comparative Medicine.	
146)	„	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
147)	„	The American Naturalist.	
148)	Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
149)	„	„ „ „	Proceedings.
150)	„	Smithsonian Institution	Report.
151)	„	U. St. Geological Survey	Bulletins.
152)	„	„ „ „	Annual Reports.
153)	„	„ „ „	Monographs.

Südamerika.

I. Chile.

154)	Santiago	Deutscher wissensch. Verein	Verhandlungen.
155)	„	Société scientifique du Chili	Actes.
156)	„	Instituto de hijiene	Revista.

II. Argentinien.

157)	Buenos Aires	Museo Nacional	Anales.
158)	Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.

Australien.

159)	Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
160)	„	„ „ „ „	Transactions.
161)	Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
162)	„	Linnean „ „ „	Proceedings.
163)	„	Australasian Association for the Advancement of Science	Report.

Japan.

164)	Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
165)	„	Medicinische Fakultät der K. Universität	Journal.
166)	„	Universität	Calendar.

---

167)		3. Internationaler Zoolog. Congress	Compte rendu.

Die Gesellschaft spricht für alle Schenkungen ihren Dank aus. Die Eingänge wurden den Satzungen entsprechend der Universitätsbibliothek überwiesen.

III. Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1896:

1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XXX, N. F. Bd. XXIII, Heft 2 u. 3,
„ „ „ XXX, N. F. „ XXIII, „ 4

2) Denkschriften, Bd. V Heft, 3, Semon Z. F. Lfg. 6,
„ „ V „ 4, „ „ „ 7,
„ „ VIII „ 3, „ „ „ 8.

Versendung des Heftes 5 von Bd. V ist 1897 noch nicht erfolgt.

Von dem oben genannten Doppelheft der Zeitschrift wurden im ganzen (für Austausch, Abonnement und den Buchhandel) 238 Exemplare versandt, vom Heft 4 236 Exemplare, von dem 3. Heft des V. Bandes der Denkschriften im ganzen 95 Exemplare ausgegeben, und zwar 17 für den Buchhandel, 7 Freiexemplare und 17 Exemplare an die Gesellschaft, von dem 4. Heft des V. Bandes 1 Exemplar mehr und von dem 3. Heft des VIII. Bandes 3 Exemplare mehr für den Buchhandel.

IV. Der Kassenbericht wurde von Herrn Thomae geprüft und für richtig befunden. Die Einnahme betrug 3766 Mark, die Ausgaben betrugen 3746 Mark, bleibt ein Barvorrat von 20 Mark.

V. Die Gesellschaft hatte im Jahre 1896 den Tod zweier Mitglieder zu beklagen. Im Januar starb Herr Geh. Justizrat Oberlandesgerichtsrat Krieger, der der Gesellschaft seit 1889, und im Februar starb Herr Postdirektor a. D. Schimmelpfennig, der der Gesellschaft seit 1880 angehört hatte. Der Vorsitzende widmete in der, dem Todestag folgenden Sitzung dem Angedenken der Verstorbenen einige Worte der Erinnerung; die Versammlung gab durch Erheben von den Sitzen ihrer Teilnahme Ausdruck.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1896:

Georg Leubuscher I. Vorsitzender,
Ernst Haeckel II. Vorsitzender,
Max Fürbringer Redakteur,
Karl Konrad Müller Bibliothekar.

Die Tauschkommission wurde gebildet von dem Vorstand und den Herren Gustav Fischer, Ernst Stahl, Adolf Winkelmann.

In der Schlußsitzung des Jahres wurde an Stelle des statutarisch ausscheidenden I. Vorsitzenden

Herr Kükenthal

gewählt. Die übrigen Mitglieder und die Herren der Tauschkommission wurden durch Zuruf wiedergewählt.

Mit dem Fortgange von Jena schieden im Jahre 1896 aus der Gesellschaft aus:

Dr. Gustav Bacchus	eingetreten	1894
Dr. Leo Drüner	„	1894
Medizinalassessor Eber	„	1893
Prof. von der Goltz	„	1885
Dr. Johann Hjort	„	1895
Dr. Paul Millitzer	„	1893
Dr. Max Overweg	„	1891
Prof. Paul Zimmermann	„	1895
Prof. von Seelhorst	„	1890
Ferner schied aus Dr. Adolf Piltz	„	1884

Außerdem ist noch hinzuzufügen, daß in dem, 96 Mitglieder aufweisenden, Verzeichnis des Jahresberichtes von 1895 verschiedene Herren, die bereits im Jahre 1895 ausgeschieden waren, versehentlich aufgeführt worden sind. Es sind die Herren:

Dr. Wilhelm Leube	eingetreten	1892
Dr. Hermann Obermüller	„	1893
Prof. Pechuël-Loesche	„	1884
Dr. Alfred Welker	„	1892

Neu aufgenommen wurden die Herren:

Geh. Justizrat Prof. Dr. August Thon
Stabsarzt Dr. Schulthess
Prof. Dr. Settegast
Medizinalassessor Dr. Künnemann
Matthes sen.
Dr. Straub.

Die Mitgliederzahl betrug somit am Ende dieses Jahres 86.

Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren die Herren:

	Jahr der Ernennung
Karl Schimper († 1867)	1855
Dietrich Georg Kieser († 1862)	1855
Louis Soret († 1890)	1864
Albert von Bezold († 1868)	1866
Thomas Huxley († 1895)	1867
Matthias Jacob Schleiden († 1881)	1878
Oskar Schmidt († 1866)	1878
Charles Darwin († 1882)	1878
Franz von Ried († 1895)	1892.

I. Ehrenmitglieder.

1)	Carl Gegenbaur, Heidelberg	1873
2)	Ottomar Domrich, Meiningen	1892
3)	Ernst Haeckel, Jena (1861)	1894.

II. Ordentliche Mitglieder.

			Jahr der Aufnahme.
1)	Prof. Dr. Ernst Abbe	Jena	1863
2)	Prof. Dr. Felix Auerbach	„	1889
3)	Prof. Dr. Karl von Bardeleben	„	1873
4)	Prof. Dr. Wilhelm Biedermann, Hofrat	„	1888
5)	Prof. Dr. Otto Binswanger, Hofrat	„	1882
6)	Dr. Fritz Bockelmann, prakt. Arzt, Sanitätsrat	Rudolstadt	1875
7)	Dr. Hermann Braus, Privatdozent, Assistent a. d. anat. Anstalt	Jena	1894
8)	Dr. Friedr. Buchbinder, Gymnasialprof. a. D.	„	1889
9)	Dr. Otto Bürstenbinder, Assistenzart	„	1894
10)	Wilhelm Butz, Realschuldirektor a. D.	„	1892
11)	Dr. Siegfried Czapski	„	1885
12)	Prof. Dr. Berthold Delbrück	„	1885
13)	Prof. Dr. Wilhelm Detmer	„	1875
14)	Dr. Paul Duden, Privatdozent	„	1894
15)	Dr. Heinrich Eggeling, Geh. Staatsrat, Univ.-Kurator	„	1887
16)	Dr. Gustav Eichhorn, prakt. Arzt	„	1891
17)	Prof. Dr. Hermann Engelhardt, Med.-Rat	„	1888
18)	Dr. Gustav Fischer, Verlagsbuchhändler	„	1885
19)	Prof. Dr. Gottlob Frege	„	1874
20)	Prof. Dr. Max Fürbringer, Hofrat	„	1888
21)	Dr. Christian Gänge, Privatdozent	„	1875
22)	Prof. Dr. August Gärtner, Hofrat	„	1886

		Jahr der Aufnahme.
23) Dr. Giese, prakt. Arzt	Jena	1893
24) Prof. Dr. Georg Götz, Geh. Hofrat	„	1889
25) Dr. Ferdinand Gumprecht, Privatdozent	„	1892
26) Prof. Dr. Heinrich Haeckel	„	1884
27) Gustav Jonas, Apotheker	„	1890
28) Prof. Dr. Johannes Kessel	„	1886
29) Dr. Otto Knopf, Privatdozent	„	1889
30) Prof. Dr. Ludwig Knorr	„	1889
31) Rudolf Koch, Bankier	„	1893
32) Wilhelm Koch, Bankier	„	1893
33) Dr. Karl Kolesch, Gymnasiallehrer	„	1891
34) Prof. Dr. Ludolf Krehl	„	1892
35) Dr. W. Krey, Kaiserl. Chin. Oberbeamter a. D.	„	1887
36) Prof. Dr. Willy Kükenthal	„	1886
37) Dr. Künnemann, Medizinalassessor	„	1895
38) Prof. Dr. Georg Leubuscher, Bezirksarzt	„	1882
39) Prof. Dr. G. Linck	„	1894
40) Hermann Maser, Rechtsanwalt	„	1893
41) Dr. Matte, Assistent an der Ohrenklinik	„	1896
42) C. Matthes, Apotheker, Rentier.	„	1896
43) Dr. Max Matthes, Privatdozent	„	1891
44) Prof. Dr. Wilhelm Müller, Geheimer Hofrat	„	1865
45) Dr. Karl Konrad Müller, Direktor d. Univ.-Bibl.	„	1891
46) Prof. Dr. Richard Neumeister	„	1890
47) Dr. Emil Pfeiffer, Fabrikdirektor a. D.	„	1887
48) Prof. Dr. Theodor Pfeiffer	„	1892
49) Ernst Piltz, Institutslehrer	„	1893
50) Gotth. Prüssing, Fabrikdirektor	„	1890
51) Dr. Karl Pulfrich	„	1891
52) Prof. Dr. Fritz Regel	„	1882
53) Prof. Dr. Bernhard Riedel, Geh. Med.-Rat	„	1889
54) Dr. Paul Riedel	„	1893
55) Dr. Fritz Römer, Assistent am zool. Institut	„	1893
56) Dr. Leo Sachse, Gymnasialprofessor a. D.	„	1876
57) Prof. Dr. Hermann Schäffer, Hofrat	„	1855
58) Prof. Dr. Ludwig Schillbach	„	1856
59) Dr. Otto Schott, Fabrikdirektor	„	1882
60) Dr. Moritz Schultes, Stabsarzt	„	1896
61) Prof. Dr. Sig. Bernhard Schultze, Geh. Hofrat	„	1858
62) Paul Schultze, Oberinspektor	„	1879
63) Prof. Dr. Moritz Seidel, Geh. Medizinalrat	„	1864
64) Prof. Dr. Richard Semon	„	1887
65) Prof. Dr. Settegast	„	1896
66) Dr. Lucas Siebert, prakt. Arzt	„	1881
67) Prof. Dr. Felix Skutsch	„	1884
68) Prof. Dr. Ernst Stahl	„	1881

69)	Prof. Dr. Roderich Stintzing, Hofrat	Jena	1890
70)	Dr. Heinrich Stoy, Privatdozent, Institutsdirektor	„	1877
71)	Dr. Straub	„	1896
72)	Dr. Rud. Straubel, Privatdozent	„	1894
73)	Dr. R. Teuscher, Arzt, Privatgelehrter	„	1873
74)	Prof. Dr. Johannes Thomae, Geh. Hofrat	„	1879
75)	Prof. Dr. August Thon, Geh. Justizrat	„	1896
76)	Prof. Dr. Max Verworn	„	1891
77)	Prof. Dr. August Wagenmann	„	1892
78)	Prof. Dr. Johannes Walther	„	1886
79)	Dr. Theodor Wette, prakt. Arzt	„	1891
80)	Friedrich Wiegmann, Apotheker	„	1893
81)	Prof. Dr. Adolf Winkelmann,	„	1886
82)	Dr. Wilhelm Winkler, Privatgelehrter	„	1887
83)	Dr. Adolf Witzel, Privatdozent	„	1893
84)	Prof. Dr. Ludwig Wolff	„	1892
85)	Prof. Dr. Theodor Ziehen	„	1886
86)	Sanitätsrat Dr. Zober	„	1894.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1680

Ueber die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern.

Ein Beitrag zur Gliedmassenfrage.

Von

Dr. **Hermann Braus.**

Mit Tafel IX—XVII und 3 Figuren im Text.

Die Innervation der Extremitäten der Paläichthyer hat bisher keine zusammenhängende Bearbeitung gefunden. Außer zerstreuten Angaben in der älteren Litteratur, welche wesentlich die Rochen betreffen, sind wir nur im Besitz detaillierter und planmäßig gewonnener Befunde an Hintergliedmaßen, welche bei Squaliden, Holocephalen, Ganoiden und Dipnoern (Ceratodus) von v. Davidoff untersucht worden sind (1879—1883).

Seitdem hat das Gebiet brach gelegen, und mannigfache große Lücken, namentlich in Bezug anf die Innervationsverhältnisse der Brustflosse, blieben unausgefüllt. Wohl wurden von mir einige Daten über die Brustflossennerven weniger Squaliden gegeben (1892), von Klaatsch (1896)neuerdings die Polypteriden behandelt und von Fürbringer (1897) der rostralste Teil des Innervationsgebietes der Brustflosse zugleich mit den übrigen proximalsten spinalen und mit den spino-occipitalen Nerven aufs Eingehendste untersucht und dargestellt, aber das Gros der am tiefsten stehenden Pterygiophoren fand keine Bearbeitung sämtlicher, die paarigen Flossen versorgender Nerven.

Andererseits ist aber die Muskulatur der Extremitäten bei Selachiern in ihrer Ontogenese und auch ihre Beziehung zu den metameren Myotomen beim Embryo um so eingehender studiert

worden. Der großen Arbeit Balfour's haben sich kontinuierlich diejenigen von Dohrn, Rabl, Wiedersheim und Mollier angereiht, die mit vielem Beifall die embryologische Entwickelung der Weichteile in demselben Maß zur allgemeinen Kenntnis brachten, als die ausgebildeten Zustände der Nichtachtung preisgegeben blieben.

Infolgedessen hat sich eine Kluft gebildet zwischen dem, was wir auf Grund vergleichend-anatomischer und entwickelungsgeschichtlicher Kenntnisse vom *Skelett* der Extremitäten wissen, und dem, was über die *Muskulatur* und *Innervation* zum großen Teil nur durch die Ontogenese bekannt geworden ist. Vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte kommen nicht immer zu denselben Resultaten über die phylogenetische Entwickelung desselben morphologischen Gebildes. Man muß sich in solchen Fällen für die eine oder andere entscheiden, und die Ansichten sind darüber geteilt, ob diese oder jene der beiden Schwestern dabei den Ausschlag zu geben hat. Man ist sogar so weit gegangen, den Aussagen der einen zu folgen, ohne die andere überhaupt zu hören. Hiergegen muß man zum mindesten verlangen, daß *beide* zu Wort kommen. Dann erst ist die Entscheidung zu treffen. Deshalb ist eine vergleichend-anatomische Bearbeitung der Muskulatur und Innervation der Vorder- und Hintergliedmaßen der niederen Fische, namentlich der ersteren, eines der dringendsten Postulate, das die Morphologie der Extremitäten heute stellen muß.

Die vorliegende Arbeit soll nur einen bescheidenen Beitrag zur Ausfüllung dieser Lücke bilden. Es wird jahrelanger Arbeit Vieler bedürfen, dies völlig zu erreichen.

Das diesen Untersuchungen zu Grunde liegende *Material* setzt sich folgendermaßen zusammen:

1. Selachier.

A. *Squaliden.*

Notidaniden {
Hexanchus griseus Cuv., 2 Exemplare (Kopf mit Brustflosse).
Exemplar A (Gesamtlänge unbekannt) Länge der Brustflosse 30 cm,
" B (Gesamtlänge unbekannt) Länge der Brustflosse 36 cm,
Heptanchus cinereus Cuv., 2 Exemplare.
Exemplar A 66 cm Länge,
" B ♂ 87 " "

Chlamydoselachiden	Chlamydoselachus anguineus GARMAN ♂ 105 cm Länge.
Spinaciden	Spinax niger BONAP., 2 Exemplare. Exemplar A 33 cm Länge, „ B ♀ 38 „ „ Acanthias vulgaris RISSO, 3 Exemplare. Exemplar A ♀ 45 cm Länge, „ B 88 „ „ „ C 100 „ „ Centrina salviani RISSO ♀, 56 cm Länge. Scymnus lichia CUV. ♀, 100 cm Länge. Laemargus borealis MÜLL. HENLE (Kopf mit Brustflosse), Länge der Brustflosse 36 cm.
Lamniden:	Odontaspis americanus MITCH. ♀, 106 cm Länge.
Carchariiden	Prionodon menisorrah MÜLL. HENLE ♀, 54 cm Länge. Zygaena malleus SHAW ♂, 52 cm Länge.
Rhiniden	Rhina squatina DUMÉRIL, fast völlig ausgetragener Embryo, 32 cm Länge.

B. Batoiden.

Pristiden:	Pristis cuspidatus LATHAM ♀, 61 cm Länge.
Rhinobatiden	Rhinobatus columnae MÜLL. HENLE (= annulatus MÜLL. HENLE) ♀, 78 cm Länge.
Torpediniden:	Torpedo narce RISSO ♀, 32 cm Länge.
Rajiden	Raja clavata L. ♂, 56 cm Länge, Raja fullonica L., 94 cm Länge, Raja vomer FRIES ♂, 96 cm Länge.
Trygoniden:	Trygon walga MÜLL. HENLE ♀, 51 cm Länge.
Myliobatiden:	Myliobatis nieuhofii CUV. ♀, 51 cm Länge.

Embryonales Material:

Spinax niger, Stadium a: kleiner als 23 mm [1]) (Augenabstand, von Cornea zu Cornea gemessen 3 mm).
„ „ „ b: 23 mm (Augenabstand, von Cornea zu Cornea gemessen 3,5 mm).
„ „ „ c: 23,5 mm
„ „ „ d: 28 „
„ „ „ e: 30,5 „
„ „ „ f: 40 „

2. Holocephalen.

Chimaera monstrosa L. ♂, 70 cm Länge.

3. Dipnoer.

Ceratodus Forsteri KREFFT, 2 Exemplare.
Exemplar A (nur Kopf und Vorderrumpfteil; Totallänge unbekannt, Länge der Brustflosse 155 mm).
„ B 85 cm Länge (Brustflossenlänge 175 mm).

1) Die Schwanzspitze des Exemplars war beim Transport abgebrochen und verloren gegangen.

Zum größten Teil verdanke ich dieses Material der Jenaer anatomischen Anstalt und dem steten Bemühen meines hochverehrten Chefs, des Direktors derselben, Herrn Prof. M. Fürbringer, neue Anschaffungen wichtiger und seltener Species auch für meine Untersuchungen zu ermöglichen. Die Vermittelung einiger dieser Anschaffungen übernahm während eines Aufenthaltes in Messina mit liebenswürdiger Bereitwilligkeit Herr Dr. Schäppi (Zürich) [Hexanchus, Heptanchus]. Mir selbst war in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Drüner (Cassel) durch Unterstützung der hiesigen Ritter-Stiftung Gelegenheit geboten, in Bergen (Norwegen) Material (Spinaciden, Rajiden, Chimaera) zu sammeln und zweckmäßig an Ort und Stelle zu konservieren. Vor allem aber bin ich durch Anschaffung einer so großen Seltenheit, wie sie ein unversehrtes Exemplar von Chlamydoselachus anguineus Garm. ist, kurz vor Abschluß dieser Arbeit in den Stand gesetzt worden, einige an demselben gewonnene Untersuchungsresultate zu verwerten. So danke ich Herrn Prof. Fürbringer auch an dieser Stelle aufs wärmste für die meinen Arbeiten unausgesetzt zugewendete materielle Unterstützung.

Weiterhin bin ich besonders Herrn Prof. Semon für mehrere ausgewachsene Exemplare von Ceratodus Forsteri Kr., die er mir zur Verfügung stellte, zu großem Dank verpflichtet. Ich werde jedoch in dieser Arbeit nur das Notwendigste von den beim Lungenfisch gewonnenen Resultaten veröffentlichen und hoffe bald an anderer Stelle ausführlicher dieselben mitteilen zu können. Herrn Prof. Haeckel (Jena) und Herrn Prof. Ficalbi (Messina) danke ich für die Ueberlassung einiger Mittelmeerformen (Centrina, Zygaena, Torpedo).

In freundlichster Weise traten mir teils ganz oder leihweise aus dem Bestand ihrer Sammlungen seltenere Exemplare ab die Herren Prof. Hubrecht (Utrecht) [Scymnus, Odontaspis], Dr. v. Davidoff (Villefranche) [ältere Rhina-Embryonen] und Prof. Weber (Amsterdam) [Myliobatis, Pristis] und unterstützten dadurch in dankenswertester Weise meine Arbeiten.

Schließlich erwarb ich ein reiches Material von Spinaxembryonen von der biologischen Station in Bergen und konnte bei einem zweiten Aufenthalt an der norwegischen Küste selbst dasselbe vervollständigen.

Litteraturübersicht.

Die Innervation der paarigen Gliedmaßen hat unter den Paläichthyern zuerst bei den Rochen Beachtung gefunden, bei denen die Größe der Brustflosse und die Dicke des sie versorgenden vorderen Nervenplexus bei großen Exemplaren schon früh die Aufmerksamkeit der Naturforscher erweckte. Alex. Monro (1785) bildet (Taf. XXXIV) die vordersten Spinalnerven leidlich genau bei einer nicht näher bezeichneten Rochenart ab: „the spinal nerves, forming plexuses, . . . resembling our brachial or crural plexus“, wie es in der Figurenerklärung heißt.

Genauer, aber auch auf die Rochen beschränkt, sind die Angaben von Cuvier und Duméril (1809). Cuvier beschränkte sich nicht auf den Plexus der Vorderflosse; er zog beide Extremitäten in den Bereich seiner Untersuchungen, machte (freilich ohne Angabe der betr. Species) Mitteilungen über die Anzahl der jeder zukommenden Spinalnerven und über den detaillierteren Verlauf derselben. Er erwähnt zuerst Knorpelkanäle in Brust- und Beckengürtel und findet, daß verschiedene Nerven sie auf ihrem Weg zur Flosse als Pforte benutzen (S. 266 u. 275). Diese freilich kurzen, aber im wesentlichen richtigen Bemerkungen Cuvier's sind ebenso wie eine irrtümliche Angabe des großen Gelehrten Gegenstand ständiger Wiederholung in den litterarischen Quellen bis in die 70er Jahre hinein. Cuvier irrte sich, als er angab, daß der Vagus mit einem Ast an der Innervation der Brustflosse beteiligt sei (S. 235).

Abgesehen von seinen Schülern (Valenciennes 1828 und Duméril 1865), die seine Ansichten zum Teil etwas ausführlicher wiederholen, und von Swan (1835), welcher recht genaue Abbildungen der Flosseninnervation von Raja batis gegeben hat, tritt in Stannius' Arbeiten (1846, 1849) ein Fortschritt für unser Thema insofern ein, als von diesem Forscher auch über die Squaliden einige Beobachtungen mitgeteilt werden. Dieselben beziehen sich nur auf die Brustflosse (1849, S. 125). Wichtiger jedoch ist die Entdeckung (1846, S. 72) der sog. vorderen Vaguswurzeln (spino-occipitale Nerven nach Fürbringer); sie bildet für die Folgezeit den Ausgangspunkt für das von C. Gegenbaur inaugurierte Studium der Grenzbestimmung zwischen Schädel und Wirbelsäule. Erst mit der Entscheidung darüber, was im einzelnen Fall als erster Spinalnerv zu bezeichnen ist, wird eine sichere vergleichend-anatomische Verwertung der verschieden metamerischen Nervenbefunde ermöglicht. Ueber die Litteratur der spino-occipitalen Nerven seit Stannius hat Fürbringer (1897) aufs ausführlichste berichtet (S. 353—357). Ihm selbst verdanken wir die ausgedehntesten und eingehendsten Untersuchungen über diese Nerven.

Mittlerweile machte die Kenntnis der Flosseninnervation nur langsame Fortschritte. Namentlich die Brustflosse wird stiefmütterlich von den Forschern behandelt. Nur für einzelne Species werden mehr gelegentlich Angaben gemacht, die meist nur Teile des In-

nervationsgebietes betreffen. So beschreiben Jackson und Clarke (1876, S. 99) den Plexus brachialis und sein Verhalteu zum Schultergürtel (Foramen) bei Echinorhinus, Thacher (1876, S. 305) zählt die Brustflossennerven von Mustelus canis ihrer serialen Stellung nach und berücksichtigt ebenfalls genau das Verhalten der vordersten zum Coracoid. Ueber die Bauchflosse desselben Tieres macht Thacher weniger genaue Mitteilungen. Haswell (1883, S. 10) giebt die von ihm gefundene Gesamtzahl der Nerven an, welche den Plexus der Brustflosse bei Ceratodus bilden. Onodi (1886, S. 327) beschränkt sich auf die vordersten Brustflossennerven einiger Squaliden (Scyllium, Acanthias). Bei ihm und Thacher taucht wieder die alte Angabe Cuvier's auf, es beteiligten sich Vagusäste an der Versorgung der Brustflosse, welche von den anderen Autoren (seit Stannius) zwar nicht ausdrücklich widerlegt, aber stillschweigend beiseite gelassen worden war. In der neuesten Zeit hat durch die Arbeiten Fürbringer's (1897, S. 388) auch die Kenntnis der Brustflossennerven von Squaliden, Holocephalen und des Ceratodus eine Förderung erfahren durch die Angaben, welche dieser Autor u. v. a. über den Plexus brachialis einer großen Anzahl derselben macht. Beteiligung von Vagusästen an diesem Plexus wird hier zum ersten Mal ausdrücklich für alle untersuchten Fälle geleugnet.

Die Bauchflosse hat dagegen hinsichtlich ihrer Gesamt-Innervation ausführliche Berücksichtigung in den Arbeiten v. Davidoff's gefunden (1879, 1883), welche bezüglich der Paläichthyer an einer größeren Zahl von Squaliden, an Chimaera und Ceratodus vorgenommen, sehr wertvolle Aufschlüsse über die Anzahl, seriale Stellung und die Plexusbildungen dieser Nerven (Collector) geben.

Eine ähnliche Arbeit über die Brustflosse fehlt bisher völlig. Zwar finden sich in der neueren embryologischen Litteratur hier und da verstreute Angaben über die Innervation (bei Rabl, 1892, S. 130, Mollier, 1893, S. 48, 73, Corning, 1896, S. 175), aber sie beziehen sich fast ausschließlich auf Torpedo (bei Rabl wenige Notizen über Pristiurus und Acanthias, bei Mollier einige Bemerkungen über Mustelus, bei Corning über Scyllium). Bei Gelegenheit eines vergleichend-anatomischen Kursus des Herrn Prof. Klaatsch, an dem ich als Student in Heidelberg teilnahm und dem ich mannigfache Anregung verdanke, wurde mein Interesse für die Innervationsverhältnisse der Brustflosse rege; ich setzte unter Leitung meines verehrten Lehrers, des Herrn Prof. Fürbringer in Jena, meine Arbeiten über diesen Gegenstand fort, veröffentlichte auch einige unvollständige Notizen (1892) und hatte seitdem Gelegenheit, an einem reicheren Material auf beide Extremitäten meine Arbeiten auszudehnen.

Selbstverständlich ist es Aufgabe einer Arbeit über die Extremitäten, die Muskulatur so gut wie die Innervation zu berücksichtigen. Wenn in dieser Schrift im wesentlichen nur die letztere behandelt wird, so dokumentiert sie sich dadurch schon als ein Fragment. Aber auch in Bezug auf die Nervenverteilung habe ich dieser Arbeit enge Grenzen gezogen, die ich im folgenden

Abschnitt näher definieren werde. Ich hoffe später die Extremitätenfrage im Zusammenhang behandeln zu können. Dort wird auch der Ort sein, die Litteratur über die theoretischen Erörterungen, welche mit ihr verknüpft sind, ausführlich anzuführen.

Thema, Disposition und Untersuchungsmethode.

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung der paarigen Extremitäten der Fische hat das Skelett, die Muskeln, Nerven und Gefäße der Flossen selbst und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen des Rumpfes, zum Schulter- und Beckengürtel, zu den Rumpfmuskeln, Spinal- und ev. Cerebralnerven, zu den großen Schlag- und Saugadern zu berücksichtigen. Aus diesem großen Gebiet habe ich ein kleines Stück herausgeschnitten und zum Gegenstand dieser Arbeit gewählt. Ich untersuche in derselben die Zugehörigkeit der Flossennerven zu den Spinalnerven oder, mit anderen Worten, die metamerische Stellung der Gliedmaßen im Rumpfgebiet. Die Flossennerven sind ja nichts anderes als Aeste der Spinalnerven. Da die Beteiligung der motorischen Nervenelemente an der Innervation der Flossenmuskulatur eine schwankende ist, und jeder Spinalnerv einem ursprünglichen Metamer des Körpers entspricht, so ergiebt sich die Thatsache, daß Brust- und Beckenflossenmuskeln ihren Aufbau sowohl an Menge als an serialer Ziffer schwankenden Bestandteilen ursprünglicher Rumpfmuskelmetameren bei verschiedenen Fischen verdanken. Aufgabe der speciellen Untersuchung ist es, den Grad dieser Schwankungsbreite in den verschiedenen Abteilungen der Klasse nachzuweisen. Ich beschränke mich auch hier, indem ich die niedrigst stehenden Repräsentanten bevorzuge: Selachier, Holocephalen (Chimaera) und Dipnoer (Ceratodus).

Die Verwertung der Resultate durch den Vergleich muß darauf ausgehen, die Bedeutung der verschiedenartigen metameren Beziehungen der Gliedmaßenmuskeln herauszufinden, die Genese derselben zu verfolgen und festzustellen, welche Metameren ursprünglich das Muskelmaterial für die Flossen lieferten, ehe die Divergenz der Bildungsformen eintrat.

Es wird also das Resultat dieser Untersuchung ein Beitrag sein zu der Frage nach der Herkunft der Extremitäten. Erschöpfend kann diese Frage durch sie natürlich schon deshalb nicht beantwortet werden, weil Muskulatur und Innervation als Kriterien allein nicht genügen, das Skelett als solches von mir

aber nicht näher berücksichtigt worden ist. Obgleich ich überall den Schwerpunkt auf die metamere Stellung der Flossennerven in dieser Arbeit legen werde, muß ich doch ihre Lagebeziehungen zu Schulter- und Beckengürtel, speciell die Nervenlöcher in denselben erwähnen und einige kurze Mitteilungen über die Nervenverteilung in der Flosse selbst und den metameren Bau der Rumpfwand im Anheftungsbereich der Flossen machen. Ich thue dies nur so weit, als es mir unbedingt für die Auseinandersetzung von der metamerischen Bedeutung der Nervenbefunde notwendig erscheint, und behalte mir vor, in späteren Abhandlungen eine ausführliche Darstellung und Durcharbeitung dieser Kapitel zu geben.

Es erscheint vielleicht manchem gegenüber der Nervenuntersuchung die Methode einfacher und sicherer, die Metamerie der Flossenmuskeln auf embryologischem Weg durch Untersuchung der Muskelknospen zu bestimmen, welche während der Ontogenese von den Urwirbeln in die Extremitätenanlage hineinsprossen. Aber schon dem Entdecker dieser Knospen (Dohrn) erschien dieselbe unsicher, und alle, die sie später benutzten (vor allem ist hier C. Rabl zu nennen), erzielten keine ganz zuverlässigen Resultate. Ich konnte mich selbst von den Schwierigkeiten durch Zählversuche überzeugen und halte deshalb schon aus praktischen Gründen die Nervenpräparation bei hinreichenden optischen Hilfsmitteln und einiger Geschicklichkeit für den zweckdienlicheren Weg. Für vergleichende Untersuchungen ist es der zur Zeit einzig brauchbare, da ein ausreichendes embryologisches Material kaum zu beschaffen wäre. Die engen Beziehungen zwischen Muskel und Nerv, welche durch die zahlreichen Untersuchungen der letzten Jahrzehnte außer Zweifel stehen, leisten völlige Gewähr für die Richtigkeit der Schlüsse, welche aus dem Studium der Innervation auf die metamere Abstammung der Muskeln gezogen werden.

Die technischen Schwierigkeiten, welche die Nervenpräparation manchem so sehr erschweren, lassen sich sehr vermindern durch Anwendung stärkerer Vergrößerungen beim Arbeiten, wie sie das neue Zeiß'sche binokulare Mikroskop (nach Greenough) an einem zweckdienlichen Stativ (Drüner und ich, 1895 und 1897) zur Verfügung stellt. Ich bediente mich meistens einer 21- oder 26-fachen Vergrößerung. Manchmal wandte ich auch eine 48-fache an oder präparierte die betreffende Stelle heraus und untersuchte bei durchfallendem Licht unter dem Mikroskop bei stärkeren Vergrößerungen, bei denen das auffallende Licht zur Beleuchtung nicht mehr ausreicht.

Außerdem wird die Präparation durch zweckmäßige Konservierung der Tiere erleichtert. Schon das Ausspritzen des Blutes mit physiologischer Kochsalzlösung und eine nachfolgende Injektion von Alkohol sind von Vorteil, am besten eine Behandlung mit Sublimat und Härtung mit Alkohol auf dem Wege der Blutbahn, wie Drüner und ich sie beschrieben haben (1895). Für die meisten Zwecke genügt übrigens gutes Alkoholmaterial, das in gewöhnlicher Weise konserviert worden ist.

Specieller Teil.

Die zur Präparation bestimmten Nerven werden am besten zugänglich, wenn man den Fisch in der Bauchmittellinie öffnet und den Schnitt nach Durchtrennung von Schulter- und Beckengürtel bis zum Maul und After verlängert. Vorn kann man die subspinale[1]) Muskulatur durchtrennen, den Kiemenkorb vom Schädel ablösen und sich auf diese Weise die vordersten Spinalnerven zugänglich machen. Das Präparat gewinnt dadurch an Uebersichtlichkeit gegenüber einem auf anderem Wege gewonnenen. Letzteren schlug ich aber häufiger ein, da er größere Genauigkeit bei der Darstellung und Bestimmung der sog. „unteren Vaguswurzeln“ oder spino-occipitalen Nerven gewährt. Er besteht darin, daß man vom Rücken her die dorsale Rumpfmuskulatur entfernt bis auf die Nervenursprünge. Eine Eröffnung des Schädeldaches und des angrenzenden Teiles der Wirbelsäule schließt sich womöglich an. Auf Taf. XI, Fig. 5, XII, Fig. 4, XV, Fig. 2, XVI, Fig. 2, 6 sind Präparate nach der ersteren, auf Taf. X, Fig. 3, XII, Fig. 3, XIV, Fig. 1, 3, XV, Fig. 1, XIV, Fig. 1, 4 solche nach der letzteren Methode abgebildet.

Unter einer Fascie von verschiedener, bei älteren Individuen und manchen Arten (z. B. Centrina, Scymnus, Ceratodus) erheblicher Dicke liegen direkt auf der Bauchmuskulatur (M. obliquus und rectus [Maurer]) die Aeste der Spinalnerven. Es sind die Rami intercostales s. ventrales, welche in ungefähr gleichen Abständen untereinander von der Wirbelsäule zur Bauchmittellinie verlaufen, aber schon da, wo sie außen um die Vena parietalis s. lateralis herumlaufen, bis zur Bauchmittellinie hin sich so stark verästeln und verbinden, daß sie nicht mehr serial angeordnet er-

1) In der Nomenklatur bin ich Fürbringer (1879, 1888, 1895, 1897) gefolgt.

scheinen. Dort, wo die Aeste für die Extremitäten von ihnen entspringen, bestehen jedoch die Nerven nur aus Fasern eines Metamers. Ich bezeichne die Flossennervenäste als Rr. pterygiales communes. Sie durchbohren einzeln oder zu mehreren verbunden (Plexus pterygialis proximalis) die Bauchwand, geben einen Hautast ab, der bis zur Bauchmittellinie und an die Flosse sich verzweigt (R. pteryg. cutaneus), und teilen sich in zwei Aeste, einen oberen für den Hebemuskel der Flosse bestimmten, R. pteryg. sup., und einen unteren für den Senkmuskel, R. pteryg. inf. Sowohl die Rami superiores als auch die Rr. inferiores verbinden sich zu Geflechten (Plexus pterygiales distales).

Die Nervengeflechte der Brustflosse nenne ich insgesamt Plexus brachialis (s. omopterygialis). In den meisten Fällen giebt es nur einen proximalen Plexus, den ich s. str. als Plexus brachialis (s. omopterygialis anterior) bezeichne. Er ist mit den Halsnerven zum Plexus cervico-brachialis vereinigt. Giebt es außer diesem rostral gelegenen noch einen mehr caudal gelegenen Plexus proximalis der Brustflosse, so heißt dieser Plexus omopterygialis posterior im Gegensatz zu ersterem.

Die Nervengeflechte der Beckenflosse nenne ich insgesamt Plexus lumbo-sacralis (s. pelycopterygialis). Ist ein mehr rostral von einem mehr caudal liegenden proximalen Plexus zu trennen, so bezeichne ich ersteren als Plexus lumbalis (s. pelycopterygialis anterior), letzteren als Plexus sacralis (s. pelycopterygialis posterior). Der Plexus lumbalis ist dem Nervus collector v. Davidoff's (1879) synonym [1]).

Den Bezirk derjenigen Nerven, welche zwischen den Flossen (im Zwischenflossenraum) liegen und keine Aeste zu einer der beiden Gliedmaßen entsenden, nenne ich Interpterygialzone.

---

1) Die der menschlichen Anatomie entnommenen Ausdrücke Pl. cervicalis, brachialis, lumbalis, sacralis und Zusammensetzungen aus diesen sind bei Fischen, deren Rumpf und Wirbelsäule entsprechende Differenzierungen noch nicht aufweisen, eigentlich nicht gerechtfertigt. Da aber für neu zu bildende Ausdrücke diejenigen Wörter, welche vordere und hintere Lage am besten definieren, für das Flossenskelett bereits in anderem Sinne angewendet werden (Pro- und Metapterygium) und die oben gebrauchten Bezeichnungsweisen Omo- und Pelycopterygium keinen vollwertigen Ersatz dafür bieten, so habe ich mich doch hauptsächlich derselben bedient. In dem zusammenfassenden Kapitel des allgemeinen Teils über die Nervenplexus werde ich auseinanderzusetzen suchen, wie sich diese Geflechte zu den gleichnamigen Plexus der höheren Wirbeltiere verhalten.

I. Die Nerven der Brustflosse.

Die Nerven der Brustflosse gliedern sich nach ihrem Verhalten zum Extremitätsgürtel in diazonale d. h. solche, welche durch denselben mittelst besonderer Kanäle (Cuvier, 1809, Gegenbaur, 1865) hindurchtreten, und metazonale d. h. solche, welche hinter dem Schultergürtel, caudal von ihm, sich zur Flosse begeben und auf diesem Wege die ventrale Rumpfmuskulatur durchbohren müssen. Prozonale, rostral vom Coracoid zur Brustflosse verlaufende Nerven giebt es nicht.

Von den diazonalen Nerven beanspruchen die vordersten, rostralen, besondere Beachtung, da sie in mehr oder minder starkem Maß gleichzeitig an dem Aufbau des Plexus cervicalis beteiligt sind. Wir besitzen in dem ersten Abschnitt des jüngst erschienenen großen Werkes von M. Fürbringer (1897) über diesen gemeinsamen Plexus cervico-brachialis (s. pterygialis) so eingehende und über ein so großes Material von den hier in Betracht kommenden Tieren ausgedehnte Untersuchungen, daß ich mich nur der Vollständigkeit wegen bei der Beschreibung der Brustflossennerven mit diesen Aesten besonders beschäftige. In wenigen Punkten werde ich zu den Befunden Fürbringer's Neues hinzufügen können. Eine besonders eingehende Darstellung und namentlich Auflösung des Plexus cervico-brachialis in seine einzelnen metameren Bestandteile war selbstverständlich bei jedem der von mir untersuchten Tiere eine unerläßliche Bedingung, wollte ich genau den Anfang der Versorgung der Brustflosse innerhalb der Serie der Spinalnerven und den Ausgangspunkt für die Zählung der letzteren bestimmen. So berücksichtigte ich jedesmal die vor den pterygialen Bestandteilen gelegenen rein cervikalen Teile des Plexus cervico-brachialis s. pterygialis, sowohl die aus der Wirbelsäule austretenden (spinalen) als auch die dem Schädel zugehörigen (spino-occipitalen). Letztere sind, wie wir durch Fürbringer wissen, nicht ausschließlich an der Bildung des Plexus cervico-brachialis beteiligt. Vielmehr haben der oder die vordersten (rostralen) unter denselben manchmal einen selbständigen Verlauf zu ihrem Endgebiet. Da also eine Zugehörigkeit zur Flosse damit von vornherein ausgeschlossen ist, habe ich sie bei meinen Untersuchungen nicht weiter berücksichtigt.

1. Der Plexus cervico-brachialis (Plexus cervicalis + omopterygialis anterior).

Ich unterlasse eine Aufzählung der einschlägigen Specialliteratur, da dieselbe bei Fürbringer (1897, S. 381—395) in extenso mitgeteilt ist. Seitdem ist eine kurze Mitteilung von Sewertzoff (1897) erschienen mit einer Notiz über die Zahl der spino-occipitalen Nerven bei Acanthias (3) und eine Arbeit von Neal (1897) mit Bemerkungen über dasselbe Tier (2 spino-occipitale Nerven und Rudiment eines dritten).

Die Lage des Plexus cervico-brachialis ist, wie Fürbringer ausführlich beschrieben und abgebildet hat, in seinem größeren Anfangsteil eine longitudinale, rein rostro-caudale. Je mehr man nach hinten fortschreitet, um so mehr geht dieselbe in eine mehr oder minder schräge über. Von den einzelnen Komponenten des Plexus, den spinalen Aesten, haben dementsprechend die vorderen einen rein rostro-caudalen Verlauf, während die hinteren immer mehr schräge Bahnen einschlagen, ja schließlich bei Rochen quer, medio-lateral, liegen.

Nur bei Chimaera besteht ein von vornherein annähernd medio-lateraler Verlauf. Diesen weisen aber nicht nur ein, sondern im individuellen Fall zwei Plexus auf (vergl. dagegen Fürbringer, Taf. IV, Fig. 4, wo ein langer einheitlicher Plexus besteht). Denn die endgiltige Spaltung des Plexus cervico-brachialis in seine beiden Enden, den Plexus pterygialis und cervicalis, welche bei Selachiern in ziemlicher Entfernung vom Schädel, meist kurz vor dem rostralen Rand des Schultergürtels erfolgt, vollzog sich bei dem von mir untersuchten Exemplar schon unmittelbar beim Austritt aus dem Skelett (Taf. X, Fig. 3).

Ebenso verlaufen bei Ceratodus die beteiligten Nerven annähernd medio-lateral. Von einer gemeinsamen Plexusbildung ist noch weniger vorhanden als bei Chimaera.

Bei sämtlichen Selachiern, Holocephalen und beim Ceratodus ist der Plexus als solcher oder sind die ihm entsprechenden Teile von der Rumpfmuskulatur bedeckt. Er liegt unter oder manchmal noch in ihr eingebettet auf dem Horizontalseptum, welches die Rippen mit einander an ihrem Ursprunge verbindet. Bei den Squaliden ist die Entfernung von der Wirbelsäule eine schwankende, aber meist beträchtliche. Das Maximum erreicht Odontaspis unter den von mir untersuchten Tieren. Nur Rhina squatina besitzt einen Plexus, welcher der Wirbelsäule, namentlich in seinen Anfangsteilen, außerordentlich dicht anliegt (Taf. XII, Fig. 3).

Wie letztere verhalten sich, wenn auch nicht immer in demselben Maß, sämtliche Rochen.

Der verschiedenen Entfernung zwischen Plexus und Wirbelsäule entsprechend müssen natürlich die Komponenten des Plexus bei den verschiedenen Tieren vor ihrem Eintritt in ihn verschiedene Länge besitzen. Wie schon FÜRBRINGER hervorgehoben hat, finden sich sämtliche Uebergänge von sehr kurzen bis ziemlich langen Nervenstämmen (S. 393).

Auch in dem Verhalten des Plexus zu den benachbarten Vagusästen schließe ich mich vollständig den Ausführungen dieses Autors an (s. S. 394, 395). Ich verwendete viele Mühe darauf, Verbindungen des Vagus mit Spinalnerven zu entdecken, schon wegen des Interesses, welche solche für allgemeine theoretische Fragen besitzen würden. Doch erwiesen sich die scheinbaren Verbindungen von Aesten beider Nerven stets als mehr oder minder lange Aneinanderlagerungen mit nachfolgender Trennung, ohne daß eine Mischung der nervösen Elemente stattfände. Ein Uebergang von Vaguselementen in spinale Nerven, speciell in Bahnen der Nn. pterygiales[1]), ist also nicht vorhanden.

Die bindegewebige Verbindung dagegen ist manchmal eine sehr innige und kann namentlich dem über mangelhaftes Material und optische Hilfsmittel oder wenig Uebung verfügenden Untersucher verhängnisvoll werden. Der Ramus lateralis nervi vagi liegt in den meisten Fällen zu weit dorsal und lateral von dem Plexus cervico-brachialis, um hier in Betracht zu kommen. Er wird durch den unteren Teil der dorsalen Rumpfmuskulatur von ihm getrennt. Nur bei Rochen liegt er ventral von der Scapula, unmittelbar über den Spinalnerven. Seine Aestchen begeben sich auf ihrem Wege zur Haut zwischen den Aesten der Spinalnerven hindurch zum caudalen Rand des Schultergürtels und ziehen um diesen herum peripherwärts. Aber nicht einmal bindegewebige Verbindungen mit Spinalnerven kamen mir an dieser Stelle zu Gesicht. Innig sind dieselben dagegen zwischen den Aesten des Plexus und solchen des Ramus intestinalis nervi vagi, welcher anfangs außen und dorsal vom Plexus liegt, ihn aber im weiteren Verlauf kreuzt. Er begiebt sich unter (ventral) dem Plexus cervico-

1) Beteiligung von Vaguselementen an der Innervation der Brustflossenmuskulatur wird angegeben von CUVIER-DUMÉRIL für Rochen (1809), ONODI für zahlreiche Selachier (1886, S. 327), THACHER für Mustelus canis (1876, S. 304), WIEDERSHEIM für Protopterus (1880).

brachialis hindurch nach dem Innern des Körpers zu seinem Endgebiet, dem Darm. Diese Kreuzungsstelle ist als Ort der größten peripheren Annäherung zwischen nervösem Kopf- und Rumpfgebiet zugleich der Platz oft starker und fester bindegewebiger Verwebung beider Teile. Nach Jackson and Clarke (1876, S. 99) und Ónodi (1886, S. 326, 327) hat Fürbringer dies besonders für alte Tiere nachgewiesen und bei Laemargus, Cestracion, Scyllium und Odontaspis sehr innig verbundene Appositionen erwähnt (S. 395 und Abbildung Taf. III, Fig. 4). Ich fand solche auch bei Acanthias und verweise, anstatt besonderer Beschreibung, auf die Abbildung Taf. XI, Fig. 8. Besonders will ich in Uebereinstimmung mit Fürbringer und gegen Ónodi auch für diese Kreuzungsstelle hervorheben, daß ein Uebertritt von Elementen des Kopfnerven in den spinalen Plexus **nicht** stattfindet. Bei starker Lupenvergrößerung gelingt es stets, eine scharfe und sichere Trennung herbeizuführen. Auch die mikroskopische Untersuchung von Serien jüngerer und älterer Embryonen von Squaliden (Spinax, Acanthias) und Batoiden (Torpedo) ergab wohl enge Appositionen der betreffenden Nervengruppen, jedoch nie das Uebertreten von Fasern des einen in die des andern. Ich möchte bei dieser Gelegenheit übrigens darauf hinweisen, daß die Untersuchung derartiger Verhältnisse auf Serienschnitten selbst nach Fertigstellung derselben viel umständlicher und zeitraubender ist als die Präparation, soweit letztere nur über entsprechend gute technische Hilfsmittel und Objekte gleich ersterer verfügt.

Die Kreuzungsstelle des Vagus mit dem Plexus liegt bei den verschiedenen Tieren mehr oder minder weit vom Schädel entfernt, je nach der größeren oder geringeren Ausdehnung des Kiemenkorbes nach hinten. Denn stets geht der Vagus etwa in der Höhe des hintersten Kiemenbogens im schrägen Verlauf tiefer ins Körperinnere hinein, da er den Darm erreichen muß, bevor derselbe am hintersten Kiemenbogen und hinter dem Herzbeutel von der Körperwand sich ablöst und bis auf die Mesenterialverbindung frei durch die Leibeshöhle nach hinten zieht. Daher unterscheiden sich die Squaliden und Batoiden auf den ersten Blick sehr in Bezug auf die Lage der Kreuzungsstelle von den Holocephalen und Ceratodus; bei ersteren liegt sie in beträchtlicher, freilich auch Schwankungen ausgesetzter Entfernung vom Hinterende des Schädels, bei letzteren in unmittelbarer Nähe desselben; derselbe Unterschied der Entfernung existiert in beiden Fällen zwischen Occiput und Hinterende des Kiemenkorbes. Bei Chimaera liegt der R. intestinalis nach der Kreuzung mit dem Plexus cervicalis

eine kurze Strecke neben der Wirbelsäule und geht dann aus dem longitudinalen Verlauf in fast rechtwinkligem Bogen in einen nach unten absteigenden über (Taf. X, Fig. 3).

Soweit die Abgrenzung des Plexus cervico-brachialis gegen den Vagus. Die Grenzbestimmung am vorderen, rostralen Ende gegen nicht am Plexus beteiligte Elemente spinaler Natur oder spinaler Abkunft führt in das Gebiet der spino-occipitalen Nerven, unter welchen wir durch Fürbringer zwei Gruppen verschiedenen Alters kennen gelernt haben: occipitale und occipito-spinale Nerven. Er sagt auf Grund seiner Befunde und nach kritischer Sichtung der Litteratur von den occipitalen Nerven, daß „die Notidaniden und wenige pentanche Haie (Centrophorus calceus, Echinorhinus) deren 5—4 haben, die pentanchen Haie in der Regel 3—2, wobei die Zweizahl bei den erwachsenen Tieren überwiegt, die Rochen 1 oder keinen, die Holocephalen 2“ (S. 437). Für Ceratodus giebt er 2–3 (individuell variierend) an (S. 471).

Durch meine Befunde kann ich dies im wesentlichen bestätigen. Ich fand, wenn ich, seiner Bezeichnungsweise folgend, die occipitalen Nerven vom letzten an nach vorn zu mit z, y, x, w . . . bezeichne, folgende Verhältnisse:

w, x, y, z Hexanchus B; Heptanchus B. Spinax a, b.
x, y, z Chlamydoselachus; Spinax c, d, e, f; A, B; Centrina; Prionodon; Chimaera.
y, z Acanthias B; Scymnus; Laemargus; Odontaspis; Zygaena; Rhina; Ceratodus.
z Rhinobatus; Myliobatis.
o Pristis; Torpedo; Raja clavata und vomer; Trygon.

Hervorheben möchte ich aus dieser Liste zunächst, daß bei Pristis der letzte occipitale Nerv z, den Fürbringer bei seinem Exemplar gefunden hat (S. 359), auch fehlen kann, was aber bei diesem hochstehenden Rochen nicht Wunder nehmen darf, zumal Torpedo, ein tiefer stehendes Tier, dasselbe Verhalten zeigt. Auch mein Exemplar von Chlamydoselachus besitzt einen occipitalen Nerven weniger, als Garman bei dem seinen abbildet (1885, Taf. XVI, 4 Nervenursprünge).

Ein Plus im Vergleich zu Fürbringer's Befund habe ich in dem Vorhandensein von drei occipitalen Nerven bei Chimaera zu verzeichnen. Diese drei Nerven (Taf. X, Fig. 3) verlaufen in meinem Exemplar sämtlich am Boden des Vaguskanals [1]). Der

1) Bei Spinax niger A vereinigte sich das Kanälchen für x nach ganz kurzem selbständigen Verlauf mit dem Foramen pro vago an dessen Unterfläche. Dieser Befund schließt sich an die von

vorderste ist ein äußerst minimales Fädchen, das an seinem Ursprung aus dem Gehirn nur aus einem Wurzelbündelchen besteht. Die beiden folgenden sind stärker und zwar z wieder dicker als y. Sie setzen sich an ihrem Ursprung aus zwei Wurzelbündeln zusammen. Alle entspringen in typischer Weise an der ventralen Seite des Gehirns, und zwar läßt sich in der Richtung von vorn nach hinten im Verhältnis zum Vagusursprung[1]) sagen, daß x nicht weit vom vorderen Rand, y etwa unter der Mitte desselben das Gehirn verläßt und z mit seinem hinteren Ende ungefähr mit dem Hinterrande dieses Nerven abschneidet. Vergleicht man dies mit der von Fürbringer für x bei Haien mit drei occipitalen Nerven aufgestellten Regel, welche er so formuliert, daß sie „in der Mitte oder wenig hinter der Mitte des Vagusursprunges liegt“ (S. 371), so ergiebt sich eine nicht unerhebliche Vorwärtswanderung dieser Wurzel, welche sie in das bei Haien für w oder sogar v übliche Ursprungsgebiet führt. Es steht dies aber nicht im Widerspruch mit dem Verhalten von y und z bei Holocephalen, für welche seit Fürbringer ebenfalls ein den Haien gegenüber starkes Vorwandern feststeht. Immerhin zeigt aber mein Exemplar auch für z eine besonders starke Verschiebung nach vorn, da in der Regel bei Holocephalen z caudalwärts hinter dem Bereich des Vagusursprunges, wenn auch in größerer Nähe als bei Haien, entspringt (Fürbringer, S. 371). x, y, z verbinden sich noch während des Durch- und

---

Gegenbaur, Rohon und Sewertzoff bei Hexanchus, Centrophorus, Scymnus, Scyllium und Acanthias erhobenen an und ist im Vergleich mit Holocephalen bemerkenswert (s. Fürbringer 1897, S. 379).

1) Es sei hier einer gelegentlich gemachten Beobachtung über einen besonders weit caudal reichenden Ursprung des Vagus bei Acanthias gedacht. Ein isoliert verlaufender feiner Wurzelfaden entsprang dorso-lateral vom Rückenmark nicht weit von der Mitte des Abstandes zwischen der Eintrittsöffnung des Kanals für z und für 1^{v}, verlief transversal zur Schädelhöhlenwand und folgte dieser eng angeschlossen nach vorn, um sich mit dem Vagus bei dessen Eintritt in den Schädel zu vereinigen. Innerhalb der Medulla ließ sich der Nerv, in oberflächlicher Lage, bis in die Nähe des übrigen Vaguswurzelkomplexes verfolgen (Taf. X, Fig. 5). Acanthias reiht sich mit dem Besitz dieses Accessorius den anderen Haien (Hexanchus, Heptanchus, Carcharodon, Scymnus, Oxyrrhina, Carcharias, Rhina) an, für welche schon ältere Autoren die Identität ähnlicher Wurzeln mit dem XI. Gehirnnerv höherer Wirbeltiere vermuteten, eine Ansicht, welche Fürbringer durch den Nachweis der Verbindung dieses Nerven mit dem M. trapezius bei Hexanchus als richtig bewies (S. 373, 374).

Austretens durch den Schädel miteinander und mit dem Plexus cervicalis. Ob in der That nervöse Elemente von x in letzteren übergehen, oder ob x selbständig zur epibranchialen Mnskulatur verläuft, kann ich nicht angeben, da ich eine Auflösung der Anastomose nicht versuchte; von y halte ich eine Beteiligung am Plexus für sicher (vergl. dagegen FÜRBRINGER's Exemplar, Taf. IV, Fig. 4).

Die hochstehenden Rochenfamilien, die Trygoniden und Myliobatiden (von JÄCKEL [1894] als Centrobatiden zusammengefaßt), besitzen in ihren spino-occipitalen Nerven Aehnlichkeiten, die sie von den anderen Rochen unterscheiden. Sie lehren uns die zweite Art der dem Schädel assimilierten Spinalelemente kennen, die nach FÜRBRINGER's Ausführungen als occipito-spinale Nerven zu benennen und mit a, b, c etc. zu bezeichnen sind. Bisher sind für Haie solche für Carcharias und Mustelus von ROSENBERG (1886, S. 34) und für Acanthias von C. K. HOFFMANN (1894, S. 649) und SEWERTZOFF (1897, S. 415) angegeben, bei Holocephalen und Ceratodus dieselben von FÜRBRINGER gefunden worden. Die Deutung bei Squaliden kann aber noch nicht als völlig gesichert gelten; wegen der Bedenken, welche gegen dieselben erhoben werden können, verweise ich auf GEGENBAUR's (1887, S. 8—11) und FÜRBRINGER's (1897, S. 365, 366) Ausführungen.

Ich finde bei dem von mir untersuchten Exemplar von Trygon sowohl wie Myliobatis zwei spino-occipitale Nerven. Doch erfordern dieselben für beide Tiere eine gesonderte Betrachtung, da sie trotz der Uebereinstimmung in der Zahl bemerkenswerte Unterschiede in ihrem Lageverhältnis zu den umgebenden Weich- und Hartteilen aufweisen. Auch muß ich vorgreifend die ersten aus der Wirbelsäule austretenden Nerven mit in den Kreis der Beschreibung ziehen, da sie eine weitere Handhabe zur Deutung dieser spino-occipitalen Elemente liefern werden. Letztere könnte ja auf den ersten Blick einfach erscheinen, indem man den vordersten = y, den hintersten = z setzt. Doch besteht eine Schwierigkeit dabei in der hohen Stellung der Trygoniden und Myliobatiden im Kreise der Rochen und in dem Mangel eines zweiten occipitalen Nerven (y) bei sämtlichen primitiver gebauten Mitgliedern desselben (FÜRBRINGER'sche Regel siehe oben, vergl. auch Sichtung der diesbezüglichen Litteratur bei FÜRBRINGER, S. 361). Es bedarf daher genauer kritischer Erwägungen, ehe man sich zu dieser Annahme entschließen könnte.

Bei Trygon (Taf. XVI, Fig. 1) entspringt der vorderste Nerv α (wenn ich zunächst die indifferenten Bezeichnungen α und β für

die betr. Nerven beider Tiere benutze) von der Medulla in typischer Weise an der ventralen Unterfläche hinter dem Vagusursprung und zwar etwa um die halbe Breite desselben caudal vom hinteren Rand. β liegt um dieselbe Entfernung von α, also vom hinteren Ende der Vaguswurzel etwa um einen ganzen Breitendurchmesser letzterer entfernt[1]). Beide Nerven verlaufen in mäßigem Grade descendent durch die Schädelhöhle, treten in separate Kanäle des Schädelknorpels hinter dem Vagus, welche sie in untereinander und mit dem Vaguskanal fast parallelem Verlauf zur Austrittsstelle aus dem Occiput führen.

Der erste Spinalnerv besitzt eine ventrale und dorsale Wurzel. Erstere tritt durch eine ligamentöse Verbindung zwischen den medialen, aneinander grenzenden Teilen von Schädel und Wirbelsäule hindurch (lateral ist beiderseits ein breiter, transversaler Gelenkspalt vorhanden), während die dorsale, bei weitem schwächer als die ventrale und ohne äußerlich wahrnehmbares Spinalganglion, aus der Wirbelsäule in der Höhe der hinteren Wurzeln der folgenden Spinalnerven und nahe dem Vorderende derselben hervorgeht. Es sei gleich erwähnt, daß dieser Nerv der vorderste Brustflossennerv ist.

Wäre $\alpha = y$, d. h. nähmen wir an, daß beide spino-occipitalen Nerven bei Trygon occipitaler Natur wären, dann fällt zunächst die etwas zu caudal liegende Ursprungsstelle aus der Medulla auf. Fürbringer sagt auf Grund seiner reichen Erfahrungen über das Ursprungsverhältnis zur Lage des Vagusendes, daß y bei „den Arten mit zwei Occipitalnerven in der Regel direkt hinter diesem Ende, mitunter (z. B. bei Rhina) auch etwas vor demselben oder selbst eine ansehnlichere Strecke davor (Holocephalen) abgeht“ (1897, S. 371). Hier ist die Strecke schon ziemlich ansehnlich, um welche α nach hinten vom Vagusrand entfernt ist. Noch weniger aber will mit dieser Voraussetzung passen, daß der erste Spinalnerv bei dieser Art zu zählen eine dorsale Wurzel besitzt. Auch über das Vorkommen und Fehlen solcher hat Fürbringer seine Erfahrungen in bestimmte Regeln gekleidet und zwar für Rochen folgende festgestellt:

z^v 1^v 2^v 3^{vd} 4^{vd} 5^{vd} meiste Rochen,
1^v 2^v 3^v 4^v 5^{vd} Pristis [B],
1^v 2^v 3^{vd} 4^{vd} 5^{vd} Torpedo, Raja,
2^v 3^{vd} 4^{vd} 5^{vd} Raja (indiv.),

1) In der Figur ist die genaue Ursprungsstelle an der Medulla nicht zu sehen, da sie zu weit ventral liegt.

in welchen ^{v} die ventrale und ^{d} die dorsale Wurzel bezeichnet (1897, S. 545), und welchen ich einen eigenen Befund bei Pristis aus besonderen Gründen eingereiht habe. An einer anderen Stelle betont er ausdrücklich, daß ein kompleter Mangel der dorsalen Wurzel des zweiten Spinalnerven bei allen untersuchten Rochen und Holocephalen beobachtet wurde (S. 392), wie dies ja auch aus obigen Regeln hervorgeht und meine spärlichen Befunde durchaus bestätigen. Sollte gerade Trygon in dem Besitz von 1^d gegenüber allen anderen, zum Teil weit primitiveren Rochen ein ursprüngliches Verhalten bewahrt haben, wie es nicht einmal die meisten pentanchen Haie zeigen? Es kommt aber noch ein dritter Punkt in Betracht: die Beziehungen von 1 (nach unserer Voraussetzung) zur Extremität. Als erster Extremitätsnerv ist durch FÜRBRINGER's [F.] und meine [B.] weiter unten mitzuteilenden Untersuchungen folgender bei den verschiedenen Rochen nachgewiesen:

2. Torpedo (Spur) [F.],
3. Torpedo [F.], Rhynchobatus [F.], Rhinobatus [B.], Raja clavata [B.],
4. Torpedo [B.], Raja vomer [B.], Pristis [B.].

Also auch hierin würde Trygon ganz exceptionell allen anderen Rochen voranstehen [1]).

Diese drei Konsequenzen hindern mich, α und β = y und z zu setzen. Es ist vielmehr eine andere Reihenbestimmung erforderlich. Da alle drei Argumente darauf hindeuten, daß α einem weiter caudal als y gelegenen Element der Serie ursprünglich spinaler Nerven entspricht und ebenso β sich zu z verhält, ergiebt sich von selbst der Schluß, daß einer oder beide dieser Nerven occipito-spinaler Natur sein müssen, d. h. daß wir es bei diesem Rochen mit der Einverleibung neuer Wirbelelemente (auximetameren Charakters) zu thun haben.

Am Schädel von Trygon oder den Anheftungsstellen der Muskulatur fand ich nichts, was für eine Bestimmung der ursprünglichen Cranio-Vertebralgrenze hätte verwertet werden können. Es ist deshalb erforderlich, auf dem Wege des Vergleichs mit anderen Rochen eine seriale Einordnung der spino-occipitalen

1) Man könnte es als eine Anpassung an die bei Centrobatiden so sehr wie bei keiner anderen Rochenfamilie nach vorn verlängerten Brustflossen betrachten, daß mehr occipitale Nerven erhalten sind als bei den anderen. Dies wird aber dadurch widerlegt, daß gerade die aus dem Schädel heraustretenden Nerven keine Aeste an die Flosse senden. Außerdem ist wahrscheinlich, wie ich später werde zeigen können, die Ausdehnung der Flosse nach vorn sekundär erfolgt.

Nerven der Trygoniden zu versuchen. Hält man sich an das Vorkommen oder Fehlen der dorsalen Wurzel, so ergiebt sich folgende Ziffer für den ersten Nerven mit dorsaler Wurzel:

3. (voll entwickelt): meiste Rochen [F.],
3. (schwach entwickelt): Torpedo [F. und B.],
4. (schwach entwickelt): Raja clavata [F.],
5. (voll entwickelt): Pristis [B.].

Aus dieser Liste läßt sich ablesen, wo die vordere und hintere Wahrscheinlichkeitsgrenze für α und β liegt. Man wird ihr zufolge nach hinten zum äußersten $\alpha = 3.$, $\beta = 4.$ setzen dürfen, weil dann der erste dorsoventrale Spinalverv bei Trygon wie bei Pristis der 5. wäre. Gegen diese Annahme spricht ohne weiteres, daß der Ursprung von $\alpha = 3.$ aus der Medulla in so großer Nähe des Vagus allen Erfahrungen zuwiderläuft. Die äußerste Grenze, bis zu welcher nach meinen Beobachtungen die Wurzel des 1. Spinalnerven nach vorn vorrückt, fand ich bei Pristis erreicht, bei welchem sie unmittelbar in der Höhe des hinteren Randes des Vagusursprunges lag. Andererseits erledigt sich $\alpha = 2.$, $\beta = 1.$ dadurch, daß dann der 2. Spinalnerv eine hintere Wurzel besäße und die vordere Grenze obiger Liste überschritten wäre. Es bleibt also die Wahl zwischen $\alpha = 1.$, $\beta = 2.$ und $\alpha = 2.$, $\beta = 3.$ Der Vergleich mit Myliobatis wird hierbei entscheiden.

Bei Myliobatis (Taf. XVI Fig. 4 u. 5) entspringt Nerv α in der Höhe des hinteren Randes des Vagusursprunges aus der Medulla, in typischer Weise ventral von diesem. Er wird vom Vagus eher noch ein wenig gedeckt. Jedenfalls liegt er nicht hinter ihm (caudal). β entspringt ein wenig weiter caudal, etwa um die Breite des Vagusursprunges hinter α und dem Vaguswurzelrande. Beide treten getrennt in separate Knorpelkanäle des Schädels, nachdem sie die Schädelhöhle descendent, jedoch in geringerem Maß als der Vagus, durchlaufen haben. Letzterem Umstand verdankt es α, daß sein Knorpelkanal im Schädel etwas vor den Vaguskanal zu liegen kommt, und ebenso Nerv β, daß er in der Mitte unter dem Vagus durch das Occiput verläuft. Der descendente Verlauf besteht innerhalb des Knorpels fort, jedoch in geringerem Maß als innerhalb der Schädelhöhle, namentlich bei β; es konvergieren die beiden Kanälchen und vereinigen sich kurz vor der Austrittsstelle aus dem Schädel ventral von der Oeffnung für den Vagus. Außerhalb des Schädels ist der gemeinsame Stamm $\alpha + \beta$ bedeckt vom Vagusstamm.

Da zwischen Schädel und Wirbelsäule bei Myliobatis jeder-

seits ein wohl ausgebildetes Gelenk mit breitem, freiem Gelenkspalt existiert, wie es den alten Anatomen schon bekannt war (MECKEL, 1824, S. 198) und von GEGENBAUR als Neuerwerb der Rochen gegenüber der weitaus größten Zahl der Haie beschrieben worden ist (1872, S. 32), so verläuft der erste Spinalnerv durch einen Knorpelkanal der Wirbelsäule unmittelbar hinter dem Gelenk, wie es stets beim Vorhandensein eines solchen auch bei höheren Wirbeltieren naturgemäß der Fall ist. Er und der folgende, der 1. Brustflossennerv, besitzen keine dorsale, nur eine ventrale Wurzel, erst der dritte Nerv, vom Occipitalgelenk an gerechnet, ist im Besitz beider Wurzeln, von denen die dorsale schwächer als die ventrale und im Besitz eines nur mäßig entwickelten Spinalganglions ist.

Mehr als die Bedenken gegen die Stelle des medullaren Ursprungs, gegen das Vorkommen einer dorsalen Wurzel des 3. und die Beteiligung des 2. Spinalnerven an der Versorgung der Brustflosse — alles Momente, die nicht aus dem Rahmen des bei Rochen Ueblichen heraustreten, aber doch Myliobatis in allen diesen Punkten an das Vorderende der Reihe der Rochen stellen würden — bestimmt mich der Vergleich mit der anderen Centrobatidenfamilie (Trygon), anzunehmen, daß auch hier auximetamere Teile im Schädel vorhanden sind. War für Trygon der Nachweis leichter für das Quale des hintersten Schädelendes zu führen, so ergiebt sich bei Myliobatis einfacher die Bestimmung des Quantum an assimilierten Wirbelelementen. Nerv α liegt in der Höhe der hinteren Vagusgrenze, fast noch im Bereich des Vaguswurzelgebietes, reicht im weiteren Verlauf sogar über den Vagus rostral ein wenig hinaus. Er reicht weiter rostral, als die ventrale Wurzel vom 1. Spinalnerv je entspringt (Maximum bei Pristis: unmittelbar hinter dem Vagusrand), und ist deshalb gleich z zu setzen. Ich bestimme also mit Berücksichtigung der Bezeichnungsweise FÜRBRINGER's für die occipito-spinalen Elemente (1. = a, 2. = b etc.) die vordersten Nerven in Bezug auf ihre seriale Reihenfolge mit

$$z^v\ a^v\ 2^v\ 3^v\ 4^{vd} \quad \text{für Myliobatis und}$$
$$a^v\ b^v\ 3^{vd} \quad \text{für Trygon.}$$

Für Trygon ergiebt sich diese Bestimmung im Vergleich mit Myliobatis leicht, wenn man sich erinnert, daß die Wahl zwischen $\alpha = a$, $\beta = b$, oder $\alpha = b$, $\beta = c$ offen blieb. Allein die Ursprungsverhältnisse in der Medulla entscheiden da.

Es wäre sehr wünschenswert, wenn direkte Beweisgründe durch spätere Untersuchungen mittelst Vergleichung verschieden

alter Entwickelungsstufen der Trygoniden und Myliobatiden unter- und miteinander für die Homologisierung der spino-occipitalen Nerven dieser Tierfamilien mit denen anderer Selachier beschafft würden. Das bei letzteren im allgemeinen so konstante Verhalten der Occipitovertebralverbindung ermahnt gewiß zur Vorsicht meiner Deutung sowohl wie ähnlichen älteren (Rosenberg, Hoffmann, Sewertzoff) gegenüber. Aber die Notwendigkeit, einen Ausgangspunkt für die Zählung der Spinalnerven zu finden, zwang mich zu dem mitgeteilten Versuch einer Homologisierung per exclusionem. Ich verweise übrigens zur Befestigung der Wahrscheinlichkeit der Resultate desselben auf die weiteren Befunde dieser Arbeit, in welche sich Trygon und Myliobatis in dieser Anordnung zwanglos einreihen, und bitte dies an den schon mitgeteilten Tabellen zu prüfen. (Auf S. 256 kommt Myliobatis zwischen erste und zweite Reihe zu stehen und Trygon in die dritte; auf S. 257 beide in die dritte.)

Für die drei letzten spino-occipitalen Nerven von Chimaera hat Fürbringer den Nachweis erbracht, daß sie in jüngerer Zeit dem Schädel einverleibt sein müssen, als die vor ihnen liegenden. Er stützt sich dabei auf die Beziehungen zum Plexus brachialis, auf die Breite der Ursprünge aus der Medulla, besonders aber auf Ursprungszacken des M. levator scapulae, welche bei Chimaera an die hintere Schädelwand sich anheften und zwischen b und c hindurchgehen, diese trennend. Im übrigen sind b und c miteinander verschmolzen und treten durch einen gemeinsamen Knorpelkanal. Mein Exemplar liefert noch ein weiteres Argument für den Neuerwerb der letzten spino-occipitale Nerven bei Chimaera. c besitzt nämlich bei ihm eine dorsale Wurzel, welche aber nicht durch den Schädel hindurchtritt, sondern durch die Wirbelsäule (Taf. X, Fig. 3). Dieselbe ist bedeutend schwächer als die ventrale Wurzel und als die weiter caudal, in gleicher Höhe mit ihr austretenden dorsalen Wurzeln der folgenden Spinalnerven und besitzt ein gegen letztere stark rudimentäres Spinalganglion. c^v und c^d entspringen also dies- und jenseits des wohl ausgebildeten Occipitovertebralgelenkes und vereinigen sich erst in ziemlicher Entfernung von dem Skelett, während die Vereinigung der Wurzeln bei den folgenden Spinalnerven in unmittelbarer Nähe desselben erfolgt. Daß es sich hier um eine Angliederung und nicht Abgliederung (wie bei den Notidaniden) handelt, dürfte schon durch das Vorkommen von a und b und die Argumente Fürbringer's hinlänglich gestützt sein, wird aber auch durch das Fehlen einer Grenze im

Knorpel caudal von $3(c)^d$ völlig widerlegt. Eine solche ist stets bei Hexanchus und Heptanchus gefunden worden, wenn z^d nicht aus dem Schädel, sondern einem Skelettstück (Intercrurale) hinter demselben heraustritt (GEGENBAUR, 1872, S. 30 und 31, FÜRBRINGER, S. 364, 365). Bei Chimaera verläßt $3(c)^d$ den einheitlichen „Anfangskomplex“ der Wirbelsäule (JOH. MÜLLER, 1835, Taf. V, Fig 1).

Die Ursprungszacken des M. levator scapulae liegen in meinem Exemplar nicht zwischen b und c. Es ist b gleich beim Austritt aus dem Schädel in einen feineren caudalen und gröberen rostralen Ast gespalten. Der erstere bleibt mit c verbunden und gehört zum Plexus brachialis, der letztere verläuft dicht am Schädel zu a und verbindet sich mit diesem und den occipitalen Nerven zum Plexus cervicalis. Zwischen beiden entspringen die vordersten Ursprungszacken des M. levator (vergl. mit FÜRBRINGER, Taf. IV, Fig. 4). Daß es sich bei b + c in der That um zwei Nerven handelt — der gemeinsame Knorpelkanal und gemeinsame Ursprung täuschen nur einen Nerven vor — wird auch in meinem Fall ersichtlich aus der Art des Ursprungs aus der Medulla. Derselbe erfolgt mit 6 nebeneinander liegenden, aber deutlich gesonderten Wurzelbündeln, während a deren nur 2 und die ventralen Wurzeln der Spinalnerven 3, selten 4 aufweisen. Ich ordne aus diesen Gründen in meinem Exemplar von Chimaera die spino-occipitalen und spinalen Nerven folgendermaßen:

$$x^v\ y^v\ z^v\ a^v\ b^v\ \frac{3^d}{c^v}\ 4^{vd}\ 5^{vd}\ \text{usw.}$$

Es läßt sich mit diesem Befund ein ähnlicher bei Ceratodus vergleichen. Bei diesem fand ich einmal:

$$y^v\ z^v\ a^{vd}\ b^{vd}\ 3^{vd}\ 4^{vd}\ \text{usw.}$$

und in einem zweitem Fall

$$y^v\ z^v\ a^{vd}\ b^{vd}\ \frac{3^d}{c^v}\ 4^{vd}\ \text{usw.}$$

Der erstere stimmt mit dem häufigsten Befund FÜRBRINGER's, der letztere mit dem seltener von ihm erhobenen überein (S. 471 und Taf. VII, Fig. 8 und 9). Diesem ist mein Befund bei Chimaera analog durch den Besitz des Uebergangsnerven $\frac{3^d}{c^v}$.

Für die vordere Abgrenzung des Plexus cervico-brachialis ist neben der Bestimmung der vordersten spinalen Elemente (Spino-occipitalnerven) überhaupt die Untersuchung darüber von Wichtigkeit, welcher von diesen als erster rostraler Nerv in den Plexus eintritt. Denn ich machte schon oben (S. 249) auf die Fälle aufmerksam, bei welchen sich die Plexusbildung nicht bis zum vor-

dersten existierenden Nerven spinaler Abkunft erstreckt, dieser vielmehr sekundär aus dem Verband gelöst und selbständig geworden ist (Fürbringer, 1897, S. 394). Für das Thema dieser Arbeit ist dieses Verhalten deshalb wichtig, weil mit der Auslösung aus dem Plexus ein Zusammenhang mit der vorderen Extremität ohne weiteres ausgeschlossen ist. Ich halte eine **Auslösung** folgender Nerven für sicher:

v, w Hexanchus, Heptanchus (Fürbringer, 1897, S. 394, Taf. III, Fig. 1, 2; Taf. II, Fig. 1),
w Echinorhinus (Jackson and Clarke, 1876, S. 97, 98, Taf. VII, Fig. 3),
x Spinax niger A (eigener Befund),
y Laemargus, Mustelus (Fürbringer, 1897, S. 394, Taf. III, Fig. 3),
y, z Rhina (eigener Befund, Taf. XII, Fig. 3),
1 Pristis (eigener Befund, Taf. XV, Fig. 1),
x, y, z, 1, 2 Chlamydoselachus (eigener Befund).

Aus demselben Grund beansprucht Raja besonderes Interesse, weil Fürbringer im individuellen Fall bei einem sehr großen Exemplar (R. clavata) die völlige Atrophie von 1^{vd} feststellte (1897, S. 384), dem ich einen gleichen Befund bei einem stattlichen Individuum der Species Raja vomer anreihen kann (Taf. XIV, Fig. 1).

Ist einmal der Ast eines Spinalnerven in den Plexus cervicobrachialis eingetreten, so ist eine sorgfältige Spaltung des letzteren in seine Elemente erforderlich, um zu erkennen, welches der erste Brustflossennerv ist. Doch davon weiter unten.

Zunächst möchte ich noch einige Bemerkungen über die Wurzeln der Spinalnerven vorausschicken, da man auf diese behufs richtiger serialer Zählung der Komponenten des Plexus alle Aufmerksamkeit verwenden muß. Die ohnehin spärlichen Angaben der Litteratur über die Innervation der Flossen sind deshalb fast ausnahmslos ohne Nachprüfung und Korrektur der Zahlenangaben zum Vergleich miteinander und mit neuen Befunden unbrauchbar, weil gerade im vorderen Bereich der Wirbelsäule und im hinteren des Schädels die Ursprungsverhältnisse nicht oder ungenügend beachtet wurden.

Fürbringer hat darauf aufmerksam gemacht (1897, S. 380), daß die Kanälchen der spino-occipitalen Nerven im Schädel der Haie häufig in einer windschiefen Ebene liegen. Die intracraniellen Eintrittsöffnungen liegen nämlich in einer horizontalen Flucht hintereinander, während die Verbindungslinie der Austrittsöffnungen

in rostro-caudaler Richtung ansteigt. „z^v kommt dem Höhenniveau des Austritts der ventralen Wurzeln der spinalen Nerven nahe oder erreicht dasselbe.“ Ich finde das Ansteigen der Austrittsstellen manchmal bei Rochen auch auf die Wirbelsäule, auf die ventralen Wurzeln derjenigen ersten Spinalnerven fortgesetzt, bei welchen die dorsale Wurzel atrophiert ist. Während bei Rhinobatus, Raja vomer, Torpedo und Myliobatis die Austrittslinie ganz oder fast genau in der Flucht der vorderen Wurzeln der kompleten Spinalnerven verläuft, erhebt sich dieselbe bei Pristis und Raja clavata so weit dorsal, daß 4^v fast im Niveau von 5^d und 2^v von 3^d liegt (Taf. XV, Fig. 1).

Mag diese Wanderung auch sehr nebensächlich sein, so ist doch hervorzuheben, daß das fragliche Verhalten leicht zu Verwechselungen ventraler Wurzeln mit dorsalen Anlaß geben kann. Erst die Entfernung des Knorpels und Eröffnung des Wirbelkanals zeigt deutlich, daß es sich um ventrale Wurzeln handelt.

Bei Trygon beobachtete ich den *Zusammenfluß der Kanälchen ventraler Wurzeln* zu einer gemeinsamen Austrittsöffnung und eine Verschmelzung der entsprechenden Wurzeln zu einem einheitlichen Stämmchen (bei $6^v + 7^v$, $8^v + 9^v$, $14^v + 15^v$, $17^v + 18^v$, $22^v + 23^v$ (Taf. XVI, Fig. 3). Die *getrennten dorsalen Wurzeln*, der getrennte Ursprung vom Rückenmark und der anfangs getrennte Verlauf der Kanälchen im Wirbelknorpel erweisen das Sekundäre dieser Vereinigungen zur Genüge. Ich erkläre mir dieselben durch die außerordentliche Einschmelzung von Knorpelgewebe, welche namentlich im Bereich des vorderen Teiles der Wirbelsäule bei Trygon stattgefunden hat. Es sind, wie bei den Rochen überhaupt (Meckel, 1824, S. 192), die ersten (34—35) Wirbel zu einer einzigen Knorpelröhre verschmolzen, dabei aber die einzelnen, am Austritt der Nerven kenntlichen Elemente so verkürzt, daß der Zwischenraum zwischen den Spinalganglien kaum die Breite eines solchen beträgt. Daß es bei dem durch die Lage des Plexus stark nach hinten gedrängten Verlauf seiner Komponenten nicht noch häufiger zu Verschmelzungen der Kanälchen kommt, ist auffallend. Manchmal liegt eine Reihe von Oeffnungen ventraler Kanälchen außen an der Wirbelsäule unmittelbar nebeneinander. An ihrem ventralen Rand ist die Wirbelsäule beiderseits ihrer ganzen Länge nach von einer unsegmentierten Knorpelleiste eingefaßt, welche auch da ihre einheitliche Natur bewahrt, wo die mediale Partie immer deutlichere und schließlich allenthalben aus-

geprägte Wirbelgrenzen besitzt. HASWELL (1884, S. 100) hat dieselbe bereits erwähnt und auch teilweise abgebildet (Fig. 10 u. 11, Taf. II). Durch diese laterale Leiste treten in der Höhe der Scapula, welche, wie gewöhnlich, an einen besonderen, von den Dornfortsätzen ausgehenden Knorpel sich anheftet, bald vordere, bald hintere Wurzeln der Spinalnerven mittelst separater oder gemeinsamer Kanälchen hindurch (z. B. $22^d + 22^v + 23^v$). Doch vereinigen sich gewöhnlich bald nach dem Austritt die Wurzeln desselben Nerven miteinander, und es macht keine Schwierigkeit trotz der hohen Specialisierung des Skeletts und der damit verbundenen Veränderungen ihn als solchen zu erkennen; in den vorderen Teilen des Plexus können jedoch jene ein Uebersehen von Komponenten desselben leicht im Gefolge haben.

Die geringsten Schwierigkeiten bietet die Bestimmung der caudalen Grenze des Plexus cervico-brachialis im einzelnen Fall, wenn sie auch bei verschiedenen Individuen und in den verschiedenen Altersstufen derselben Species Schwankungen unterliegt. Ich gebe zunächst eine Liste der numerischen Beteiligung der Spinalnerven am Aufbau des Plexus cervico-brachialis der von mir untersuchten Fische und ordne sie nach der Zahl der spinalen Komponenten: s. Tabelle nächste Seite.

Bei dieser Anordnung[1]) fällt die allmählich und fast ganz gleichförmig zunehmende Zahl der Komponenten des Plexus an seinem caudalen Ende, die unterbrochene und sprungweise Ab- und Zunahme am rostralen Anfang auf. Die gestaltenden Ursachen, welche die Ausdehnung nach vorn und nach hinten bedingen, sind also jedenfalls nicht identisch. Der Anfang, das spino-occipitale Kontingent, gehört von den beiden Bestandteilen des Plexus einzig und allein dem cervikalen an (nur Ceratodus macht eine Ausnahme, wurde aber hier nicht erwähnt, weil eine Plexusbildung ähnlich der bei Plagiostomen bei ihm nicht vorkommt). Die Ursachen seiner Ausbildung fallen außerhalb des Planes dieser Arbeit. FÜRBRINGER hat auf Grund eigener und mit Verwertung älterer Untersuchungen nachgewiesen, daß es sich um regressive Umbildungen im vordersten Bereich der Wirbelsäule handelt, die mit einer Vorwanderung spinaler Elemente in das Gebiet der Medulla einhergehen und eine schrittweise Atrophie der vordersten Nerven im Gefolge haben (1897,

1) In diese Liste passt der Befund SWAN's (1855) bei Raja batis gut hinein. Ich zähle auf seiner Taf. XI im Plexus cervico-brachialis 17 spinale Elemente und zwar Nerv 2—18. Der erste Spinalnerv scheint auch in diesem Fall atrophisch gewesen zu sein. Er fehlt in der Figur.

Trygon					av	bv	3vd	4vd	5vd	6vd	7vd	8vd	9vd	10vd	11vd	12vd	13vd	14vd	15vd	16vd	17vd	18vd	19vd	20vd	21vd	22vd	23vd	24vd	25vd	26vd
Pristis						2v	3v	4v	5vd	6vd	7vd	8vd	9vd	10vd	11vd	12vd	13vd	14vd	15vd	16vd	17vd	18vd	19vd	20vd						
Raja vomer						2v	3v	4vd	5vd	6vd	7vd	8vd	9vd	10vd	11vd	12vd	13vd	14vd	15vd	16vd	17vd	18vd	19vd							
Myliobatis				zv	av	2v	3v	4vd	5vd	6vd	7vd	8vd	9vd	10vd	11vd	12vd	13vd	14vd	15vd	16vd	17vd									
Rhinobatus				zv	1v	2v	3vd	4vd	5vd	6vd	7vd	8vd	9vd	10vd	11vd	12vd	13vd	14vd	15vd	16vd	17vd									
Torpedo					1v	2v	3vd	4vd	5vd	6vd	7vd	8vd	9vd	10vd	11vd	12vd	13vd	14vd	15vd	16vd										
Raja clavata					1v	2v	3vd	4vd	5vd	6vd	7vd	8vd	9vd	10vd	11vd	12vd	13vd	14vd	15vd											
Rhina					1v	2v	3vd	4vd	5vd	6vd	7vd	8vd	9vd	10vd	11vd	12vd	13vd													
Odontaspis, Zygaena			yv	zv	1v	2v	3v	4vd	5vd	6vd	7vd	8vd	9vd	10vd																
Scymnus			yv	zv	1vd	2vd	3vd	4vd	5vd	6vd	7vd																			
Prionodon menisorrah		xv	yv	zv	1vd	2vd	3vd	4vd	5vd	6vd	7vd																			
Heptanchus A	wv	xv	yv	zv	1vd	2vd	3vd	4vd	5vd	6vd	7vd																			
Chlamydoselachus							3vd	4vd	5vd	6vd																				
Laemargus			yv	zv	1v	2vd	3vd	4vd	5vd	6vd																				
Hexanchus A	wv	xv	yv	zv	1vd	2vd	3vd	4vd	5vd	6vd																				
Hexanchus B Heptanchus B	wv	xv	yv	zv	1vd	2vd	3vd	4vd	5vd																					
Acanthias			yv	zv	1vd	2vd	3vd	4vd																						
Chimaera			yv	zv	av	bv	c(3) vd																							
Spinax A, B		xv	yv	zv	1vd	2vd																								
Centrina		xv	yv	zv	1vd	2vd																								
Spinax a, c		xv	yv	zvd	1vd																									

S. 361—368). Die Ursachen für die Ausbildung des Plexus nach hinten könnten im cervikalen Anteil des Plexus, im brachialen oder in beiden d. h. einer beiden gemeinschaftlichen Grundursache gesucht werden. Die erste, d. h. die Beziehungen zur prozonalen Körperregion (dieser gehört bekanntlich der Plexus cervicalis allein an) ist nicht so unwahrscheinlich, wie sie auf den ersten Blick erscheinen dürfte. Der Plexus cervicalis und Plexus brachialis folgen sich nämlich in dem gemeinsamen Verband ihrer Komponenten in den meisten Fällen nicht so, daß der eine anfängt, wo der andere aufhört. Die Verbindung ist eine viel innigere; auch hier hat Fürbringer durch genaue Zahlennachweise zum ersten Mal den Grad der Verbindung beider Systeme bei Haien festgestellt und gefunden, daß 1—10 Nerven beiden gemeinsam sein können (1897 S. 389). Im letzteren Fall greift der Ursprung des Plexus cervicalis so tief ins Gebiet des pterygialen Plexus hinein, daß noch der 10. Brustflossennerv einen Ast nach vorn, vor den Schultergürtel entsendet.

Ich habe in der Liste (S. 265) die hintere Grenze der prozonalen Elemente des Plexus cervico-brachialis besonders markiert durch Unterstreichen des letzten prozonalen Nerven mit einer ausgezogenen Linie [1]). Da der Anfang des brachialen Teiles in der Liste nicht angegeben ist — ich komme darauf später zurück — so könnte es für den, welchem die Verschränkung cervikaler und pterygialer Bestandteile unbekannt ist, den Anschein haben, als ob der Plexus in den meisten Fällen rein oder fast rein cervikaler Natur sei. Denn bei verschiedenen der aufgezählten Fische schließt der letzte Nerv des Gesamtplexus auch den Plexus cervicalis ab, bei anderen liegt die Grenze des letzteren nur wenig vor der des

1) Vergleicht man Fürbringer's Angaben über die Ausdehnung des Plexus cervicalis nach hinten (1897, S. 384) mit den von mir oben in der Liste notierten, so wird man finden, daß meine Zahlen nur in einigen Fällen mit jenen übereinstimmen, daß aber in den meisten die Grenze meiner Liste weiter caudalwärts verschoben ist als die der seinigen (bis zu 4 Nerven: Rhina). Es rührt dies daher, daß Fürbringer in jener Tabelle nur die Elemente berücksichtigt hat, welche einen gemeinsamen Nervenstamm vor dem Schultergürtel bilden. Außer diesen giebt es häufig noch Aeste, welche auch prozonal, aber isoliert verlaufen, welche Fürbringer auch erwähnt (Anm. S. 385, zu S. 384 gehörig) und welche ich hier mitgezählt habe, da es mir in erster Linie auf die Beziehung zum prozonalen Gebiet, weniger auf die Bildung des Plexus cervicalis ankommt. Sie versorgen die Haut vor oder über dem Schultergürtel. Ich werde auf sie noch zurückzukommen haben.

Ganzen, zweimal (bei Centrina und einem Spinaxembryo) überschreitet sie dieselbe sogar um ein Geringes [1]). So eng auch die Beziehungen der Größe des Plexus zu dem cervikalen Komponenten in manchen Fällen sein mögen, so genügt doch die Anteilnahme an der Versorgung des prozonalen Gebietes nicht, um die Einverleibung immer wachsender Bestände von Nerven in den hinteren Rand des Hauptplexus ausreichend zu erklären. Denn Fälle wie Rhina (Differenz von 5 Metameren) und Pristis (Differenz von 9 Metameten) lehren, daß manchmal auch ein großes Mißverhältnis zwischen Wachstum der prozonalen Region und Vergrößerung des Plexus cervico-brachialis besteht. Wir müssen deshalb auch den pterygialen Teil des Plexus berücksichtigen, der uns in den Bereich des Schultergürtels führt. Dabei werde ich des Zusammenhanges wegen alle Beziehungen zu diesem Skelettteil behandeln, auch die der nicht am Plexus beteiligten Nerven, um am Schluß des nächsten Kapitels auf die Frage nach den Bedingungen für die Ausbildung jenes zurückzukommen.

2. Beziehungen der Spinalnerven zum Schultergürtel.

Im Schultergürtel der Selachier und Holocephalen giebt es Kanälchen, welche dazu bestimmt sind, Nerven der Brustflosse ihrem Endgebiet zuzuführen. Seit der grundlegenden Arbeit Gegenbaur's über den Schultergürtel, in welcher sie, obschon bereits früher von Cuvier entdeckt, zum ersten Mal in ihrer typischer Erscheinung gewürdigt werden (1865, S. 79—85), sind sie besonders wichtig geworden dadurch, daß Gegenbaur sie zum Nachweis homologer Teile bei den verschiedenen Bildungen des Schultergürtels im Kreise der Fische benutzte. „Das Verhalten der Kanäle und der dazu gehörigen Oeffnungen ist im ganzen sehr einfach. Der Kanal, durch welchen das Nervenstämmchen in den Schulterknorpel eintritt, beginnt an der Innenseite des Knorpels und teilt sich regelmäßig in zwei, davon der eine über, der andere unter der Anfügestelle der Flosse austritt. Diesem Verlaufe gemäß teilt sich auch der Nerv in zwei Aeste, einen oberen für die Hebemuskeln, einen unteren für die Senker der Flosse“ (Gegenbaur, S. 79). Welche und wieviele Nerven speciell durch die Kanäle hindurchtreten, giebt Gegenbaur nicht an, und auch nach ihm sind darüber nur wenige Angaben, wie auch über die Kanäle als solche überhaupt in der Litteratur enthalten. J. K. Thacher hat Mustelus canis untersucht (1876, S. 305) und bei diesem Squaliden einen Kanal mit einheitlicher

---

1) Bei Centrina bedeutet die Schrägstellung des Striches, daß ein Ast von 3 pro-, ein anderer metazonal verläuft.

Oeffnung an der Innenseite gefunden, durch welchen, wie er angiebt, ein Ast vom Vagus (! wahrscheinlich ein spino-occipitaler Nerv) zusammen mit den 7 ersten Spinalnerven, als einheitlicher Plexus und außerdem der für den Flossenheber bestimmte Ast vom 8. Nerv hindurchlaufen. Während der Plexus bei der Teilung des Kanälchens ebenfalls in einen oberen und unteren Ast sich spaltet, tritt der R. pterygialis superior (wie ich den von Thacher beschriebenen Ast des 8. Nerven bezeichne) ungeteilt in das obere Kanälchen ein. Bei einem anderen Exemplar derselben Species fand Thacher neben der großen Eintrittsöffnung noch eine feine, in welche der R. pterygialis superior 8 eintrat. Das hier beginnende accessorische Kanälchen vereinigte sich innerhalh des Knorpels mit dem oberen Tochterkanal des Foramen zonale primum und ebenso der Nerv mit dem jenem einverleibten Teil des Plexus. Ein accessorisches Nervenkanälchen (abgesehen von anderen, nicht dem Durchtritt von Nerven dienenden Löchern) wird hiermit zuerst bei Squaliden beschrieben. Gegenbaur hatte solche bei Rochen angegeben und zwar eines resp. ein Paar (ein dorsales und ventrales) hinter dem Hauptkanal gelegener, welch letzterem er jedoch die Hauptbedeutung wegen der Konstanz seines Vorkommens beilegt (S. 82). Ob durch das accessorische Kanalsystem Nerven hindurchtreten, ließ Gegenbaur (für Rhinobatus wenigstens) unentschieden; Thacher hat bei Raja erinacea Nerven durch dasselbe verlaufen sehen (S. 306). Haswell (1884, S. 110) beschreibt bei Trygonorhina fasciata „a horizontal row of fine small pores“, welche hinter dem Hauptkanal liegen: auf der zugehörigen Abbildung (Fig. 3, Taf. II) bezeichnet er die Poren als Nervenlöcher und bildet fünf obere enge und ein unteres weites accessorisches Kanälchen ab. Ich habe (1892, S. 21) bei Acanthias vulgaris R. pterygialis 2, 3 und 4, Odontaspis americanus 8, 9, 10 und 11[1]) als Inhalt eines gemeinsamen Knorpelkanals (Hauptkanal) beschrieben und bei Scymnus lichia nur die Rami pterygiales inferiores vom 1.—5. Nerv[1]) durch den Schultergürtel treten sehen. Letzteres Verhalten fällt zusammen mit dem Bestehen eines einheitlichen, nicht in einen oberen und unteren Zweig sich spaltenden Kanälchens, welches Gegenbaur bereits erwähnt und mit dem unteren Zweigkanal der anderen Selachier homologisiert (1865, S. 81).

In der embryologischen Litteratur finde ich über die Entstehung der Kanäle bei Balfour und Mollier ausführliche Angaben. Ersterer sagt: „Die Löcher im Brustgürtel entstehen zuerst nicht etwa durch Resorption, sondern durch Nichtentwickelung des Knorpels an den Stellen, wo bereits Nerven und Gefäße vorhanden sind“ (Scyllium, 1881, S. 536). Mollier schildert die Verknorpelung bei Torpedo im Bereich dieser Kanäle folgen-

1) Die Reihenzahl ist nicht genau in jener Mitteilung. Sie ist nach den Angaben dieser Arbeit zu modifizieren (Odontaspis 7—10, Scymnus 3—7).

dermaßen: „Es beruht dieser Vorgang auf einem allmählichen Verschwinden des Vorknorpels an gewissen Stellen der kontinuierlichen ersten Skelettanlage, an welchen die Zellen wieder den Charakter des sonstigen mesoblastischen Zellmaterials annehmen . . . (er erwähnt die Grenzbildung zwischen Pro-, Meso- und Metapterygium und fährt fort:) andererseits sehen wir der Rumpfwand näher in dem proximalen Ende des primären Basale einen ebensolchen Reduktionsprozeß auftreten. Es ist das die Stelle, wo die Nerven von der ersten gemeinsamen Anlage des Flossenskeletts umwachsen werden" (1893, S. 36). Nach dieser Darstellung treten die Kanäle erst sekundär im Knorpel auf; in welcher Richtung, ist leider nicht aus ihr zu entnehmen. Für Mustelus giebt Mollier an, daß die drei proximalsten Nerven und ein großes Gefäß vom Schultergürtel gemeinsam umschlossen werden (S. 43), für Torpedo, daß der Collector (= Plexus cervico-brachialis) 13 Aeste der ersten **13** Spinalnerven durch das Coracoid sendet, und fährt fort: „die distal folgenden 3 Nerven . . . konvergieren gleichfalls und fallen auch noch in den Bereich der Gürtelanlage. — Ihre dorsalen und ventralen Aeste finden dadurch Aufnahme in je einen kurzen Kanal . . ." (S. 53). Diese Beschreibung entspricht seiner Abbildung (Taf. VI, Fig. 26), während ein schematischer Holzschnitt (S. 48) „nach genauen Prismenzeichnungen angefertigt" (S. 47) **17** Nerven durch den Hauptkanal und ebenfalls 3 durch den accessorischen treten läßt. Beide Angaben beziehen sich, soweit ich den Verfasser verstehe, auf dasselbe Stadium, dessen Flossenskelett in Taf. VIII, Fig. 19 und 20, abgebildet ist (S. 52 und Figurenerklärung zu Fig. 26). Wenn Mollier sagt: „Wir können dieselbe jedoch auch für die Nervenanordnung des ausgewachsenen Tieres gelten lassen, da sich dieselbe nur mehr in ganz geringem Maße ändert" (S. 52), so kann ich das nur auf die im Holzschnitt zur Darstellung gebrachten Verhältnisse beziehen. Denn in der That stimmen diese in der Zahl der Nerven[1]) im Hauptsächlichsten mit den bei erwachsenen Torpedos individuell vorkommenden überein. Ich referiere diese Befunde von embryologischer Seite so ausführlich, weil sie im weiteren Verlauf meiner Darstellung noch Verwendung finden sollen.

Zunächst will ich mich mit den Knorpelkanälen als solchen beschäftigen, dann erst mit ihrem Inhalt, den Nerven und Gefäßen. Die nur für Gefäße oder Muskeln bestimmten Kanäle werde ich nicht berücksichtigen.

Der Hauptkanal des Schultergürtels ist bei Squaliden fast stets vorhanden. Eine Seltenheit ist jedoch das Vorkommen accessorischer Kanälchen neben ihm. Doch kann ich dem ver-

---

1) Die Numerierung stimmt nur deshalb nicht mit der meinigen, weil Mollier die zwei vordersten Nerven Hypoglossus nennt und nicht mitzählt (S. 152).

einzelten von THACHER bei Mustelus canis individuell beobachteten Fall zwei weitere anschließen. Bei einem anderen Carchariiden, Zygaena malleus, fand ich neben dem weiten Hauptkanal ein feines accessorisches Kanälchen, welches ventrale Aeste aufnimmt von zwei Nerven, welche zunächst auf die im Hauptkanal eingeschlossenen folgen (den ganzen Ramus ventr. von 11 und ein Aestchen des Ramus ventr. 12). Außerdem besitzt Hexanchus griseus ein accessorisches Kanalsystem, das sich in noch stärkerem Grad von dem bei Mustelus beschriebenen unterscheidet. Hexanchus B weist dicht neben der weiten Eingangsöffnung des Hauptkanals einen feinen Spalt auf, in dessen Grund ein Kanälchen beginnt, welches im Verlauf durch den Knorpel sich unter die Anfügestelle der Flosse begiebt und dabei sich immer mehr von dem Hauptkanal und dessen unterem Ast entfernt (Taf. XI, Fig. 3). Bei Hexanchus A tritt dieser accessorische Kanal in beträchtlich größerem Abstand vom Hauptkanal in den Knorpel, hat aber denselben Verlauf zum Flossensenker. Ich bezeichne ihn mit III^v. Dasselbe Tier A besitzt aber auch am Eingang des Hauptkanals, der sich wie bei den meisten Haien in einen dorsalen und ventralen Arm teilt und den ich deshalb I^{vd} nennen möchte, ein zweites selbständiges Kanälchen, welches nur in derselben Grube des Schultergürtels wie I^{vd} beginnt, im übrigen aber isoliert durch den Schultergürtel bis unter das Niveau des Schultergelenkes verläuft: II^v. Bei Hexanchus B löst sich mitten im Knorpel vom Hauptkanal ein feiner Arm ab, welcher sich, nur durch eine schmale Knorpelbrücke vom Canalis I^v geschieden, selbständig zum Flossensenker begiebt. Es ist dies Canalis II^v (Taf. XI Fig. 4), der in diesem Fall also in weit höherem Maß mit I^{vd} vereinigt ist als im ersteren. Hexanchus besitzt demnach im extremen Fall (Ex. A) einen ventrodorsalen Haupt- und zwei ventrale Nebenkanäle, welche von innen nach außen divergent verlaufen, Zygaena einen ventrodorsalen Haupt- und einen ventralen Nebenkanal, Mustelus dagegen hat nach THACHER einen ventrodorsalen Haupt- und einen dorsalen Nebenkanal, welche in medio-lateraler Richtung konvergieren.

GEGENBAUR giebt für Scymnus lichia und Scyllium an, daß statt des Hauptkanals I^{vd} nur ein Arm und zwar I^v existiere. „Bei Scymnus ist der einfache Kanal so nahe an der dünnen, die Flosse tragenden Kante, daß er nur wie ein Loch im Knorpel sich darstellt“ (S. 81). Bei meinem Exemplar von Scymnus war ein ziemlich langes Kanälchen vorhanden. HASWELL findet bei

Carcharodon rondeletti statt des Loches nur eine seichte Vertiefung im Randkontur des Schultergürtels (1884, S. 86). Daß überhaupt große Schwankungen in der Ausbildung vorkommen, lehrte mich besonders Spinax. Hier existiert ebenfalls nur Kanal I^v. Bei Exemplar A ist derselbe ganz kurz, fast nur ein Foramen am äußersten caudalen Rand des Schultergürtels; bei B, dem größeren Exemplar, findet sich ein wohl entwickeltes Kanälchen; bei einem ziemlich großen Tier (37 cm Länge), welches ich skelettierte, ist auf der einen Seite gar kein Kanal vorhanden. Embryonen von Spinax dagegen, bei welchen der Schultergürtel erst vorknorpelig angelegt ist, weisen eine einem vollständigen Hauptkanal (I^{vd}) entsprechende Unterbrechung des Vorknorpels auf.

Jeglicher Kanal fehlt auch dem Schultergürtel von Ceratodus.

Bei Rochen sind die Kanäle ganz außerordentlich weit geworden [1]), die accessorischen weit regelmäßiger vorhanden und auch zahlreicher als bei Squaliden, schließlich der Hauptkanal I^{vd} manchmal so verkürzt, daß die gemeinsame Strecke fehlt und zwei getrennte Foramina I^v und I^d übrig bleiben. In die weiten Kanäle, die kaum noch diesen Namen verdienen, vielmehr große Löcher im Knorpel darstellen, sind Muskeln mit ihren Ursprüngen eingelagert (Gegenbaur, S. 80), die meist im Niveau des Loches von einer über dasselbe gespannten Membrana obturatoria entspringen oder, z. B. bei Myliobatis, ihren Ursprung durch das Loch hindurch ins Innere des Tieres bis auf die Wirbelsäule vorgeschoben haben (Taf. XVI, Fig. 4). Meistens ist eine so hochgradige Umbildung auf den vordersten Kanal beschränkt (Torpedo, Myliobatis, Trygon), seltener erstreckt sie sich auch auf die accessorischen Kanäle II^d und II^v (Raja), wie dies Gegenbaur schon beschrieben und abgebildet hat (vergl. Taf. V). Die accessorischen Kanälchen fand Haswell besonders zahlreich bei Trygonorhina: fünf dorsale und ein ventrales (1884, Taf. II, Fig. 3); ich finde bei Trygon walga vier dorsale und fünf ventrale, von verschiedener Weite. Bei Trygon walga sind die vier ersten ventralen sehr fein, das fünfte ein breiter Kanal; von den dorsalen ist das erste und zweite dünn, das dritte und vierte ein wenig weiter. Ueber die Lage giebt die Abbildung die beste Auskunft (Taf. XVI.

---

1) Einen verhältnismäßig weiten, entfernt rochenähnlichen Hauptkanal, auf dessen Grund die Flossenmuskulatur sichtbar ist, besitzen unter den Squaliden nur die Carchariiden (Prionodon, Zygaena).

Fig. 2). Nur Can. II^d liegt am Rand des Hauptloches unter dem Muskelursprung, von welchem dieses ausgefüllt wird, und ist daher erst nach Entfernung des Muskels zu sehen [1]).

Bei Torpedo ocellata sind drei accessorische Kanäle vorhanden, zwei obere und ein unterer (Taf. XV, Fig. 6). Bei den übrigen Rochen fand ich zwei (II^d und II^v) oder einen (II^{vd}), der sich innerhalb des Knorpels in einen oberen und unteren Arm teilt (Taf. XIII—XVI).

Betreffend den Ersatz des Hauptkanals durch zwei Eintrittslöcher verweise ich auf Gegenbaur's Beschreibung und Abbildung von Trygon (Taf. V, Fig. 3 A und B) und die meinige von Pristis (Taf. XV, Fig. 3).

Stets bleiben im Schultergürtel der Rochen die Kanälchen mit getrennten Eintrittsöffnungen auch isoliert von einander bis zum Austritt. Sie verlaufen nie konvergent, sondern im allgemeinen parallel. Besonders deutlich ist das zu sehen bei den 11 Kanälen von Trygon walga. Von diesen *divergieren* nur die auf den Hauptkanal zunächst folgenden ein wenig in medio-lateraler Richtung.

Durch die Nervenkanälchen des Schultergürtels verlaufen Rami pterygiales s. brachiales der Spinalnerven. Diese treten in allen Fällen, wo ein Kanal mit einheitlicher Eintrittsöffnung besteht (I^{vd} etc.), als Rami pterygiales communes ein und teilen sich erst im Kanal entsprechend dessen Teilung in einen R. pteryg. sup. und inf., von welchen der eine den Flossenhebemuskel, der andere den Senkmuskel innerviert. Existieren zwei Eintrittsöffnungen (II^v u. II^d), so tritt die Teilung des Nerven schon innen vom Schultergürtel ein, und der Ramus pteryg. sup. begiebt sich in das obere, der Ramus inf. in das untere Kanälchen.

Ich gebe zunächst eine Uebersicht der diazonalen Nerven, in welcher mit ^{vd} der Ramus pterygialis communis, mit ^{v} der Ramus pteryg. inf. und mit ^{d} der Ramus pteryg. sup. bezeichnet ist. Die Reihenfolge wurde so gewählt, daß die Liste vom niedrigst zum höchst bezifferten, jeweilig letzten Nerven ansteigt, der durch das Foramen primum verläuft. Für jeden Kanal ist der rostralste und caudalste durch ihn verlaufende Spinalnervenast in der ersten Rubrik und die Summe sämtlicher verschieden metameren Aeste in der zweiten notiert.

1) Haswell fand bei Trygon pastinaca kein accessorisches Kanälchen (1884, S. 103).

Diazonale Nerven des Schultergürtels.

	Hauptkanal I		Accessorische Kanäle II		III		IV		V		VI	
	seriale Ziffer	Summe	seriale Ziffer	Summe	seriale Ziffer	Summe	seriale Ziffer	Summe	seriale Ziffer	Summe	seriale Ziffer	Summe
Ceratodus, Spinax (Skelett)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Spinax B, l	(1v?)—2v	1—2	—	—	—	—	—	—	—	—		
Spinax B, r	1v—3v*	3	—	—	—	—	—	—	—	—		
Spinax A, r	1v—3v**	3	—	—	—	—	—	—	—	—		
Centrina	1v—4v	4	—	—	—	—	—	—	—	—		
Acanthias B	3vd—5d	3	—	—	—	—	—	—	—	—		
Laemargus, Acanthias C, r	3vd—5vd	3	—	—	—	—	—	—	—	—		
Acanthias A; C, l	2vd—5vd	4	—	—	—	—	—	—	—	—		
Hexanchus A	3vd—6v**	4	6v**	1	—	—	—	—	—	—		
Hexanchus B	3vd—6d	4	6v	1	7v	1	—	—	—	—		
Chlamydoselachus	3vd—6vd	4	—	—	—	—	—	—	—	—		
Chimaera	bvd—6vd	5	—	—	—	—	—	—	—	—		
Prionodon menisorrah	2vd—6vd	5	—	—	—	—	—	—	—	—		
Scymnus	3v—7v	5	—	—	—	—	—	—	—	—		
Heptanchus A, B	2vd—7v	6	—	—	—	—	—	—	—	—		
Rhina	3vd—8v	6	—	—	—	—	—	—	—	—		
Odontaspis	7vd—10d** 10v	4	—	—	—	—	—	—	—	—		
Zygaena	5vd—10vd	6	11v—12v	2	—	—	—	—	—	—		
Pristis	4d—15d 4v—14v	12	16d—18d 15v—18v	4	—	—	—	—	—	—		
Rhinobatus	3vd—17vd	15	18d—21d 18v—21v	4	—	—	—	—	—	—		
Torpedo	4vd—19vd	16	20d 20v—23v	4	21d—22d	2	—	—	—	—		
Raja clavata	3vd—20vd	18	21d—26d 21v—26v	6	—	—	—	—	—	—		
Myliobatis	3vd—20vd	18	21vd—26v	6	—	—	—	—	—	—		
Raja vomer	4vd—23d	20	24d—31d 23v—31v	9	—	—	—	—	—	—		
Trygon	3d—28d 3v—28v	26	29d 29v	1	30d 30v	1	31d—32d 31v	2	33d 32v	1	33v—37v	5

* Nicht der ganze Nervenast, sondern nur ein äußerst feines Aestchen.
** Nicht der ganze Nervenast, sondern nur ein Aestchen desselben.

Bei Betrachtung des letzten durch den Hauptkanal verlaufenden Nerven fällt auf, daß eine fast kontinuierliche Verschiebung nach hinten, caudalwärts stattfindet vom Ausgangspunkt an, wo kein Nerv diazonal verläuft, bis zum Extrem dieser Tabelle, bei welchem der 28. Spinalnerv Aeste durch den Hauptkanal entsendet. Wo die genügende Menge von Tieren aufgezeichnet ist, läßt sich erkennen, wie allmählich die Uebergänge von Metamer zu Metamer erscheinen. So schließt z. B. der Hauptkanal von Acanthias A und C, 1 mit 5^{vd} ab, bei Hexanchus A besitzt er ein feines Aestchen von 6^{v}, bei Hexanchus B den dorsalen Ast von 6, bei Chlamydoselachus endlich beide Aeste. Wo Lücken in meiner Aufzählung bestehen, würden sich dieselben sicher leicht bei Verwertung eines größeren Untersuchungsmaterials, als es mir zur Zeit zur Verfügung steht, ausfüllen lassen. Konstanter erweist sich in der serialen Wertigkeit der erste durch den Hauptkanal sich begebende Nerv, zugleich der erste Nerv, welcher die Brustflosse versorgt. Nur Schwankungen zwischen dem 1. und 4. Spinalnerven sind im allgemeinen zu verzeichnen. Zygaena und Odontaspis machen eine Ausnahme dadurch, daß der 5. bezw. 7. Spinalnerv die Reihe beginnt. Fürbringer notiert für Prionodon glaucus in einem Fall den 6. Spinalnerv (1897, S. 389), so daß auch diese Lücke geschlossen wird. Immerhin überwiegt die Zahl solcher Squalidenfamilien, bei welchen mehr vordere Spinalnerven an der Versorgung der Brustflosse beteiligt, gegenüber denjenigen, bei welchen diese ausgeschaltet sind, wie folgende Uebersicht noch besonders zeigen soll, welche ich Fürbringer's Werk (1897, S. 388, 389) entnehme und in welche ich meine Befunde eingetragen habe. Die Anfangsbuchstaben des Autornamens füge ich in Klammern bei. Als erster Brustflossennerv wurde gefunden ein Ast folgender Spinalnerven:

Nerv z Dipnoer: Ceratodus [B.].
„ 1 (a) Holocephalen: Chimaera [F.], Callorhynchus [F.].
Spinaciden: Spinax [B.], Centrina [B.].
„ 2 (b) Holocephalen: Chimaera [B.].
Spinaciden: Spinax [F.], Acanthias [F., B.].
Notidaniden: Heptanchus [B.].
Carchariiden: Prionodon menisorrah [B].
Rhiniden: Rhina [F.].
Torpediniden: Torpedo [F.].
„ 3 Notidaniden: Hexanchus [F., B.], Heptanchus [F., B.].
Chlamydoselachiden: Chlamydoselachus [B.].
Spinaciden: Acanthias [F., B.], Scymnus [F., B.] Laemargus [F., B.].

Nerv 3 Cestraciontiden: Cestracion [F.].
Rhiniden: Rhina [B.].
Torpediniden: Torpedo [F.].
Rhinobatiden: Rhinobatus [B.], Rhynchobatus [F.].
Rajiden: Raja clavata [B.].
Trygoniden: Trygon [B.].
Myliobatiden: Myliobatis [B.].
„ 4 Carchariiden: Mustelus [F.].
Scylliiden: Scyllium [F.].
Torpediniden: Torpedo [B.].
Rajiden: Raja vomer [B.].
Pristiden: Pristis [B.].
„ 5 Carchariiden: Prionodon glaucus [F.], Zygaena [B.].
„ 6 Carchariiden: Prionodon glaucus [F.].
„ 7 Lamniden: Odontaspis [F., B.].

Soweit die Thatsachen. Die Deutung hat vor allem zwei Eigenschaften der verschiedenen Nerveneinschlüsse in den Knorpelkanälen gesondert zu berücksichtigen:

1) die seriale Wertigkeit der eingeschlossenen Nerven und
2) die absolute Zahl derselben.

Wie wenig diese beiden koincidieren, geht beispielsweise aus dem Vergleich von Centrina mit Odontaspis hervor. Bei beiden ist die absolute Zahl der betreffenden Nerven 4, doch sind es bei Centrina der 1.—4., bei Odontaspis der 7.—10. Es giebt in der ganzen, auf S. 273 mitgeteilten Liste überhaupt nur wenige Fälle, welche vollständig in den Beziehungen der Nerven zum Schultergürtel übereinstimmen: Ceratodus und Spinax (Skelett), Laemargus und Acanthias C, r. Aber die Beziehungen der ersteren zu demselben sind negativer Art. Beide besitzen überhaupt keine Nervenlöcher. Außer bei den letzteren ist selbst bei gleicher Anzahl der Einschlüsse doch die Wertigkeit und bei übereinstimmender Wertigkeit der meisten doch die Anzahl derselben so verschieden, daß jedem untersuchten Fisch sein eigener Platz gebührt. Sogar die Antimeren ein und desselben Individuums beanspruchen manchmal eine verschiedene Stellung (vergl. Spinax B, Acanthias C).

Um die seriale Wertigkeit der Nerveneinschlüsse miteinander vergleichen zu können, erscheint es zweckmäßig, einen bestimmten Nerven auszuwählen und diesen zum Ausgangspunkt des Vergleichs zu nehmen. Man kann den Hauptkanal des Schultergürtels als den konstantesten der Kanäle als Marke benutzen, die an einer bestimmten Stelle zwischen rostral und

caudal von ihr gelegenen Nervenstämmen oder -ästchen unterscheiden läßt. Markiert wird durch ihn besonders der letzte, caudalste Nervenstamm oder -ast, welcher durch ihn verläuft. Der Vergleich der serialen Wertigkeit dieses in der Liste S. 273 ergiebt aber eine kontinuierliche Verschiebung zwischen 1. und 28. Metamer, wie dies bereits hervorgehoben wurde. Diese Verschiebung ist ein Beweis für die Verschiebung der vorderen Extremität längs des Rumpfes.

Denn nimmt man an, daß nicht durch eine Verschiebung immer andere Spinalnerven in den Bereich des Knorpels geraten sind, so muß man sich entweder vorstellen, daß die Variation durch interkalierte Nerven hervorgerufen werde (v. Jhering, 1878), sodaß also Schultergürtel, Hauptkanal und der letzte in ihn eingeschlossene Nerv Homologa bei den verschiedenen Fischen wären, und die verschiedene Wertigkeit durch Einschiebung von neuen Segmenten und metameren Nerven vor dem letzten diazonalen Nerven des Hauptkanals erzeugt würde. Die Konsequenz davon: eine Interkalation bis zu 28 Segmenten innerhalb der Wirbelsäule zu postulieren, erscheint aber so ungeheuerlich, daß sie keiner weiteren Widerlegung bedarf (vergl. dazu auch Fürbringer, 1879, S. 348, 349).

Oder man muß den Schultergürtel ansehen als einen Skelettteil, welcher als analoge Bildung bei dem einen Fisch hier, bei dem anderen dort im Rumpfbereich entstanden sei und daher bald diese, bald jene metameren Nerven umschlossen habe. Diese Anschauung würde wohl am ehesten der heute meist verbreiteten entsprechen. Denn man versucht aus einer einheitlichen Seitenfalte die Extremitätenbildungen entweder nur durch Annahme von Konzentrationen an zwei verschiedenen Punkten (Woodward 1892) oder durch die weitere Annahme von Reduktionen im Zwischenflossenbereich (Mollier 1893) abzuleiten. Die mannigfachen Uebereinstimmungen der Schultergürtel im Kreise der Squaliden und Rajiden würden Konvergenzanalogien im Sinne dieser beiden Annahmen sein müssen. Mag man auch der Anpassungsfähigkeit eine noch so große Bedeutung beimessen und es nicht unmöglich finden, daß immer gleiche Aufgaben bei der Lokomotion aus indifferentem Gewebe oder aus hypothetischen metamerischen Knorpelradien sehr ähnliche oder gleiche Stützorgane für die Brustflossen entstehen ließen, so hat doch diese Anschauung im vorliegenden Fall mit der besonderen Schwierigkeit zu kämpfen, daß die Variabilität der Nerveneinschlüsse ganz gleichmäßig über eine so große Zahl

von Metameren sich erstreckt. Ich würde dieselbe noch für diskutierbar halten, wenn einige Gruppen verwandter Formen sich fänden, von denen jede gleiche Nerveneinschlüsse besässe und von der anderen durch einen Zwischenraum getrennt wäre; wenn man also die Vorstellung haben könnte, der Schultergürtel sei einige Male selbständig entstanden. Wie aber die Dinge liegen, wäre man gezwungen anzunehmen, entweder daß der Schultergürtel fast so oft neu entstanden ist, als es Knorpelfische giebt, beispielsweise bei den 25 Nummern auf S. 273 eben 25 mal, oder man wird zugeben müssen, daß geringe Verschiebungen vorkommen, und daß dadurch die Grenzen zwischen den verschiedenen hypothetischen Entstehungsgebieten verwischt werden. Eine unbeschränkte Neuentstehung des Schultergürtels ist ausgeschlossen bei den nahen Verwandtschaftsverhältnissen der verschiedenen Species. Daß sich bei jedem von einander so nahe stehenden Tieren wie z. B. Spinax, Centrina und Acanthias der Schultergürtel neu gebildet haben sollte etwa dadurch, daß bei dem einen mehr vorn, bei dem anderen weiter hinten gelegene hypothetische seriale Knorpelradien einer Seitenfalte mit ihren medialen Enden verschmolzen, und daß aus diesem ahomologen Verschmelzungsprodukt doch jedesmal dieselbe Bildung resultierte, widerspricht allen phylogenetischen Begriffen; widerlegt würde eine solche Anschauung durch die Thatsache, daß mannigfache antimere und individuelle Variationen der Nerveneinschlüsse innerhalb derselben Species vorkommen (Hexanchus, Acanthias, Spinax).

Der Weg, auf welchem die Aufnahme von Nerven in den Hauptkanal erfolgen kann, wird demonstriert durch das Verhalten der accessorischen Kanälchen und der Nerveneinschlüsse derselben. Bei den Rochen, bei welchen sie am zahlreichsten vorkommen, finden sich bald wenige Kanäle mit vielen gemeinschaftlich vom Knorpel umschlossenen Nerven (z. B. Raja Taf. XIII, Fig. 3, Myliobatis Taf. XVI, Fig. 4, u. a. m.), bald zahlreiche enge mit je einem oder doch nur wenigen Nerven in ihrem Lumen (Trygon Taf. XVI, Fig. 2). Bei Trygon bestehen Uebergänge von solchen Löchern, die nur den Ast eines metameren Nerven beherbergen, zu solchen, welche mehrere besitzen. So sind z. B. R. sup. 31 + 32 in einem Kanälchen von größerem Lumen vereinigt, als die unteren, getrennt durchtretenden Aeste derselben Nerven. In einem noch weiteren Kanal sind die Rami ventrales von 5 Nerven vereinigt, vom 33.—37. Es ist der weite Kanal mit vielen Nerven in seinem Innern ein Verschmelzungsprodukt vieler

feiner Kanälchen, die nur je einen metameren Ast enthalten. Eine beginnende Verschmelzung ist z. B. bei Trygon bei Canalis 29^{v} zu beobachten, welcher mit seinem medialen Anfang bereits in die Eingangspforte des ventralen Hauptkanals einbezogen ist und auf der Figur (Taf. XVI, Fig. 2) deshalb nicht dargestellt werden konnte. Ein noch besseres Beispiel liefert Hexanchus, wo individuell die Verschmelzung des Kanälchens II^{v} mit dem Hauptkanal bald nur den medialen Anfang (Ex. A), bald schon den ganzen medialen Teil des Kanälchens (Ex. B) ergriffen hat und bei welchem das Kanälchen III^{v} im ersteren Fall noch ziemlich weit entfernt vom Hauptkanal sich öffnet (Ex. A), während im letzteren der Spalt, in welchem es beginnt, nur noch durch eine schmale Knorpelspange vom Hauptkanal getrennt ist (Ex. B, Taf. XI, Fig. 3). Daß ähnliche Verschiebungen der Knorpelkanäle bei anderen Fischen vorkommen, ist aus ihrer Ontogenese schon bekannt. Sie sind bei Knochenfischen von 'Swirski (1880, S. 21) beschrieben und auch neuerdings beim embryonalen Schultergürtel der Ganoiden von Mollier (1897, S. 23) beobachtet worden.

Der Nervenbefund ist geeignet, die Verschiebungen im zonalen Knorpel in noch feineren Abstufungen erkennen zu lassen. Vergegenwärtigen wir uns, daß sowohl Canalis II^{v} als auch III^{v} bei Hexanchus B größere Annäherung an oder Verschmelzung mit dem Hauptkanal aufweist als beim Exemplar A derselben Species, daß aber ein dorsaler accessorischer Kanal nicht existiert, so erscheint der Nervenbefund deshalb wichtig, weil er für die dorsalen Aeste ebenfalls eine individuelle Verschiebung ergiebt. Denn bei Hexanchus B (vergl. Taf. XI, Fig. 3 u. 4) liegen nicht nur die in den accessorischen Kanälchen eingeschlossenen Nerven 6^{v} und 7^{v} dem Hauptkanal näher als bei Hexanchus A, es ist auch Ramus pt. 6^{d} in den Hauptkanal eingeschlossen. Dieser tritt bei Hexanchus A nicht in den Knorpel, verläuft vielmehr metazonal. Dagegen ist im ventralen Bereich die Differenz zwischen Hexanchus A und B dadurch gemildert, daß bei A nicht der ganze Ramus pt. 6^{v} durch den accessorischen Kanal II hindurchtritt wie bei Hexanchus B, sondern daß er gleichzeitig auch ein feines Aestchen in den Hauptkanal entsendet. So sehen wir in den beiden Exemplaren zwei Stadien des im Vollzug befindlichen Anschlusses von 6^{vd} an den Hauptkanal in feinster Abstufung fixiert, während 7^{vd}, in größerer Entfernung vom Hauptkanal gelegen, erst mit einem Ast in den Knorpel, auch wieder verschieden tief bei beiden, hineingeraten ist.

Auch die nicht im Besitz accessorischer Kanäle befindlichen

Squaliden lassen in individuellen Variationen der Nerveneinschlüsse des Hauptkanals erkennen, wie sehr auch bei ihnen der Wanderungsprozeß der Nerven durch den Knorpel im Flusse ist. Ich verweise auf Acanthias, bei welchem zwei Exemplare (A, C) in ihren Schultergürtel 5^{vd} einschließen, während bei Acanthias B nur 5^{d} diazonal verläuft, 5^{v} dagegen metazonal gelegen ist (Liste S. 273).

Die Verschiebungen und Verschmelzungen der Knorpelkanäle und ihres Inhalts, der Extremitätennerven, können nur eine Folge sein von Verschiebungen der ganzen Extremität oder von Teilen derselben gegenüber dem Rumpfe, welchem die serialen Nerven angehören und ihre fixierte Lage verdanken.

Bei den Rochen sind zahlreiche Nerven hinter dem Hauptkanal in den Schultergürtel einbezogen. Je mehr immer weiter caudal gelegene Nervenelemente in den Hauptkanal eingeschlossen werden, um so mehr nimmt die absolute Zahl derjenigen Nerven zu, welche accessorische Kanäle benutzen. So besitzt z. B. Pristis in einem Ast des 15. Nerven den letzten im Hauptkanal befindlichen Ramus diazonalis und dabei 3 dorsale und 4 ventrale accessorische Aeste. Bei Raja clavata ist der Hauptkanal bis zur völligen Umschließung des R. pteryg. comm. vom 20. Spinalnerv vorgeschritten, und wir finden 6 dorsale und ventrale accessorische Aeste. Schließlich bei Trygon ist 28^{vd} der letzte Bestandteil des Hauptkanalplexus, und hinter ihm durchziehen noch 5 dorsale und 9 ventrale Nervenäste den Schultergürtel (Liste S. 273). Ein genau proportionales Verhältnis zwischen der Zunahme der accessorischen Elemente an Zahl und der metameren Verschiebung des Hauptkanalplexus besteht allerdings nicht, besonders wenn man noch dazu Rhinobatus, Torpedo etc. in Betracht zieht. Aber es kann doch nicht zweifelhaft sein, daß die Zunahme der accessorischen Nerven mit der caudalwärts fortschreitenden metamerischen Umbildung der diazonalen Nerven zusammenhängt. Verbreiterungen des Schultergürtels sind im Specialfall nicht unbeteiligt daran, daß die Knorpelkanäle bald isoliert bleiben, wie bei Trygon walga und Trygonorhina, bald verschmelzen [1]), wie bei den meisten Rochen, und Verschiebungen im Bereich der eigentlichen Brustflosse sind,

1) Es ist damit nicht etwa gesagt, daß z. B. Raja vomer einmal gleichzeitig 8 dorsale und 9 ventrale getrennte Knorpelnebenkanäle besessen habe. Dieselben können successive entstanden und mit dem Canalis II verschmolzen sein. Oder die Nervenverschmelzungen können bestanden haben, ehe die Umschließung durch den Knorpel erfolgte.

wie weiter unten näher ausgeführt werden soll (vergl. Seite 285 u. ff.), ebenfalls nicht ohne Einfluß auf diese Verhältnisse und auch auf die Zahl der Kanälchen. Aber die allmähliche metamere Umbildung der Nerveneinschlüsse der Knorpelkanäle, deren Richtung bei den accessorischen Kanälchen besonders deutlich wird, beweist, daß der Flossenträger der vorderen Extremität der Rochen (der Brustgürtel), also die Extremität in toto, in caudaler Richtung wandert.

Im Gegensatz hierzu steht der Befund bei Spinax, welcher zeigt, daß mit der Feststellung einer Verschiebung des Schultergürtels über die Richtung derselben noch nichts ausgesagt ist. Diese bedarf natürlich stets besonderer Untersuchung und Begründung. Die Verschiebung des Schultergürtels als solche läßt sich aus den individuellen Variationen der Nerveneinschlüsse in dem ventralen Teil des Hauptkanals, dem einzigen Kanal des Schultergürtels dieses Tieres (s. S 271), erschließen. Folgende Aufzählung enthält die diazonalen und die ersten metazonalen Aeste der Brustflosse bei Embryonen und ausgewachsenen Tieren, soweit sie sich auf die 3 ersten Spinalnerven beziehen. Ich wiederhole dabei nochmals die schon für ausgewachsene Exemplare auf S. 273 mitgeteilten Befunde.

				diazonal			metazonal		
Spinax Skelett	370 mm Länge			0			1vd	2vd	3vd
„ B, l	380 „ „		1^{v} ?[1])	2^{v}			1^{d} ?[1])	2^{d}	3vd
„ e, r	30,5 „ „	(Vorknorpel)	1^{v}	2^{v}			1^{d}	2^{d}	3vd
„ B, r	380 „ „		1^{v}	2^{v}	3^{v} (Spur)		1^{d}	2^{d}	3^{d}_{v} (starker Ast)
„ A, r	330 „ „		(Spur) 1^{v}	2^{v}	3^{v} (stark. Ast)		1^{d} (Spur)	2^{d}	3^{d}_{v} (Spur)
„ f, r	37 „ „		1^{v}	2^{v}	3^{v}		1^{d}	2^{d}	3^{d}
„ d, r	28 „ „	(Vorknorpel)	1^{v}	2^{v}	3^{v}		1^{d}	2^{d}	3^{d}
„ d, l	28 „ „	„	1vd	2vd	3vd				
„ a, r	20 „ „	„	?[1])	2vd	3vd				

Die äußerst wechselnden Beziehungen, die sich in diesen Befunden dokumentieren, sind dadurch besonders auffallend, daß, wenn auch nicht durchgehends, so doch im allgemeinen

1) Bei B, l fand ich Spinalnerv 1 an der Versorgung der Brustflosse nicht beteiligt; doch war die betreffende Stelle des Tieres nicht intakt. Die andere Seite desselben Exemplars wies eine Beteiligung des 1. Nerven mittelst eines rückläufigen Astes auf, der sehr versteckt war. Ich bilde ihn in Fig. 7 Taf. XI in situ ab. Ich verweise übrigens auf die Angabe Fürbringer's, welcher bei seinem Exemplar einen Ast von 2 als den 1. Brustflossennerven angiebt und halte deshalb bei B, l und C das Vorkommen für fraglich. Beim Embryo a, r ist von einer Beteiligung von 1 nichts

die Embryonen eine größere Anzahl spinaler Elemente in die Anlage des Schultergürtels einschließen als die ausgewachsenen Tiere, und daß unter letzteren auch das kleinere (jüngere) den größeren (älteren) [1]) an Besitz diazonaler Nervenäste sich überlegen erweist. Es legt das die Vermutung nahe, daß bei Spinax gerade der umgekehrte Weg wie bei Rochen von den Nerven eingeschlagen wird, daß sie sich, anstatt dem Hauptkanal anzugliedern, vielmehr von jenem abgliedern, so daß derselbe schließlich ganz verschwindet. Ich hoffe, weiter unten weitere Gründe für diese Ansicht beibringen zu können. An eine Vorwanderung der Brustflosse bei Haien hat bereits Howes gedacht (1890, S. 687), und Fürbringer hat für Holocephalen dieselbe an verschiedenen Stellen seines Buches (1897) begründet, ebenso für Teleostier, Dipnoer, Ganoiden und die vordere Extremität der Amphibien eine gleiche betont, entsprechend den Reduktionen an Umfang und Zahl der Bögen, welche der Kiemenkorb erleidet.

Die Verschiebung der Extremität längs des Rumpfes ist, so viel lehrt dieser kurze Vergleich zwischen Rochen und Squaliden, keine einheitliche. Die successive seriale Umbildung des letzten diazonalen Flossennerven in der Liste S. 273 ist deshalb nicht der Ausdruck einer kontinuierlichen, gleich gerichteten Verschiebung. So sehr die zahlreichen Uebergänge für eine Verschiebung als solche sprechen, so sehr besteht die Aufgabe, die Ausgangspunkte derselben und ihre Richtung zu bestimmen, kurz die scheinbare Kontinuität in die verschiedenen, unabhängigen Wanderungsprozesse aufzulösen, welche in ihr versteckt sind.

Manche Autoren haben den Wert der Nervenkanäle für die Homologisierung der Extremitätsgürtel unterschätzt. Für den Brustgürtel hat sich Mollier in diesem Sinne besonders ausführlich ausgesprochen. Er sagt von den Kanälen: „Sehen wir aber, wie dieselben bedingt sind durch die jeweilige Lagerung der Nerven an dieser proximalen Stelle der Flossenbasis zur Zeit der Skeletogenese, und wissen wir, daß diese Stellung wiederum abhängig ist

---

zu sehen. Doch scheint mir ein vereinzelter Befund negativer Art bei einer Serie nicht sicher genug. Außerdem innervierte bei dem nur wenig älteren Embryo b der 1. Nerv, wenn auch mit sehr feinem Aestchen, die Brustflosse.

1) Bei Spinax läßt die Größe des Tieres einen ziemlich sicheren Rückschluß auf sein Alter zu. Bei einem Material von mehreren Hunderten dieser Tiere, die ich der Embryonen wegen öffnete, fand ich, daß stets nur die größten d. h. längsten Tiere reif und schwanger waren.

von der Konzentration der Flossen und ihrer Zahl, so werden wir denselben keinen allzu großen Wert beimessen dürfen, selbst nicht in der Frage nach der metameren Ausdehnung des Schulter- oder Beckengürtels. In Bezug auf den ersteren muß ich ihnen sogar jede Bedeutung in dieser Hinsicht absprechen, da hier das Abrücken der Rumpfsegmente die Nerven einseitig verschiebt und so ihr Verlauf in der Flossenbasis durchaus kein Bild mehr giebt von der ursprünglich rein metameren Anordnung derselben" (1893, S. 77 u. 78). Es ist hier die ontogenetische Konzentration der Flossenbasis, welche in jüngeren embryologischen Stadien eine bedeutendere relative Ausdehnung an der Seite des Rumpfes gegenüber älteren besitzt, verantwortlich gemacht für die Umschließung zahlreicher Nerven seitens des Knorpels. Es ist zuzugeben, daß dies eine Erklärungs-Möglichkeit ist. Es fehlt ihr jedoch der Nachweis, daß die ontogenetische Thatsache der Konzentration als Palingenese aufzufassen ist, der Nachweis speciell, daß die größere cranio-caudale Ausdehnung der Extremitätenanlage im jüngsten Stadium in der Phylogenie einmal gleichzeitig bestand. Denn die breiten Zusammenhänge zwischen Flossen und Rumpf bei den Rochen können nicht als Beweis dienen, da sie erst spät erworben worden sind, wie aus der systematischen Stellung der Rochen zu den Squaliden mit Wahrscheinlichkeit und aus der speciellen Untersuchung der Flosseninnervation (siehe weiter unten) mit Sicherheit zu schließen ist. Die andere Möglichkeit, daß wir es hier mit der abgekürzten Rekapitulation successive aufeinander folgender Flossenbildungen von an sich geringer cranio-caudaler Größe zu thun haben, deren Verschiebungsbereich in jener relativ großen Seitenfalte erhalten ist, hat Gegenbaur scharf präcisiert (1894, S. 140—142), während sie von Mollier und seinen Vorgängern (Balfour, Dohrn, Rabl, Wiedersheim) unbeachtet geblieben ist. Zu einer Entscheidung zwischen beiden werde ich erst später beitragen können.

Löst man aber diesen Teil der Argumentation aus den Ausführungen jener Autoren, speciell Mollier's, heraus, so bleibt als Rest eine Auffassung, die wohl mit der meinigen zu vereinigen ist und keineswegs die geringschätzende Beurteilung der Nervenkanäle des Brustgürtels für phylogenetische Betrachtungen rechtfertigt. Denn Mollier denkt sich, daß eine Ablösung der Muskelknospen von den vorderen Myotomen stattfindet. Jene verschieben sich gegen diese, indem, wie er besonders betont, die Myotome über die Knospen hinaus nach vorn wachsen (l. c., Abb. S. 50). Die

Myotomknospen liegen schließlich im Bereich anderer, weiter caudal gelegener Myotome als derjenigen, denen sie entstammen. Das scheint mir das Wesentliche seiner Auffassung zu sein, die Anerkennung der Thatsache, daß der vordere Rand der Brustflosse sich gegen den Rumpf relativ verschiebt. Ob diese Wanderung als eine Verschiebung der Extremität nach hinten oder als eine Verschiebung des Rumpfes nach vorn betrachtet wird, ist, namentlich für den Endeffekt, belanglos. Die Größe der Verschiebung ist aber genau abzulesen an der Marke, welche wir in dem plastischen Material des Schultergürtels und in seinen Kanälen besitzen; denn die Verschiebung ist es ja gerade, welche auch nach Mollier's Auffassung „die ursprünglich rein metamere Anordnung“ zerstört, d. h. wenn ich ihn richtig verstehe, die Knospen der vorderen Myotome zu immer weiter caudal gelegenen Rumpfmetameren entführt.

Die Verschiebung selbst könnte man versucht sein als Begründung heranzuziehen nicht nur der verschiedenen serialen Wertigkeit der Nerveneinschlüsse der Knorpelkanäle, sondern auch der verschieden großen Anzahl der Komponenten derselben. Ziehen doch bei den Rochen um so viel mehr Nervenäste durch den Hauptkanal, je weiter derselbe nach hinten verschoben ist (vergl. Liste S. 273). Aber unter den Squaliden findet bei Lamniden und Carchariiden gleichfalls eine, besonders bei Odontaspis beträchtliche, caudale Wanderung der vorderen Extremität statt, und doch ist die Zahl der Nervenäste im Foramen primum keine große. Es scheiden hier die vorderen Nerven in dem Maß von der Versorgung der Extremität aus, als neue hintere sich an derselben beteiligen. Es muß seinen besonderen Grund haben, daß dies bei Rochen nicht der Fall ist.

Außerdem würde man irren, wenn man die Entstehung der Knorpelkanäle nur durch die Verschiebung des Schultergürtels erklärte. Hiergegen spricht einmal, wenn auch nicht ohne Einschränkung, Ceratodus. Es ist bekannt, daß Ceratodus weder in seinem Schulter- noch Beckengürtel Nervenkanäle besitzt. Und doch haben seine Extremitäten erhebliche Wanderungen durchgemacht. Die v. Davidoff'schen Befunde an der Beckenflosse bezeugen dies, und für die Brustflosse hoffe ich weiter unten den Nachweis erbringen zu können. Freilich könnte das Fehlen der Kanäle kein primärer Mangel, sondern ein sekundärer Verlust einst vorhandener sein. Kennen wir doch dergleichen für den Schultergürtel bei Spinax, wo, wie erwähnt, individuell jeder Kanal

fehlen kann, während in den meisten Fällen ein solcher vorhanden ist (vergl. auch Carcharodon Haswell). Beim Beckengürtel ist etwas Derartiges jedoch nicht bekannt. Der Befund bei Ceratodus läßt demnach mindestens vermuten, daß die Nervenkanäle, wie dies Gegenbaur und v. Davidoff auch schon ausgesprochen haben, ein sekundärer Erwerb der Selachier und Holocephalen sind, der in speciellen Einrichtungen derselben den Grund seines Zustandekommens besitzen muß.

In gehe aus von Hexanchus, bei welchem die Nervenkanälchen von innen nach außen divergent durch den Knorpel verlaufen. Verfolgt man die diazonalen Nerven bei diesem Tier von ihrem Ursprung aus der Wirbelsäule bis zu ihren peripheren Verästelungen, so konvergieren sie nach der Innenfläche des Schultergürtels in zugleich stark rostro-caudalem Verlauf erheblich (Plexus brachialis); dort angekommen, beginnen die hintersten von ihnen schon im Knorpel, die vordersten gleich nach dem Austritt aus dem Knorpel auseinanderzustrahlen. Der erste metazonale Nerv verläuft dicht um den caudalen Rand des Schulterknorpels herum (über den Processus condyloideus), wird im Muskel rückläufig d. h. wendet sich rostral und verbindet sich mit seinen Aesten mit dem letzten diazonalen Nerven an dessen Austrittsstelle.

Es müssen also peripherwärts vom Schultergürtel, in der Brustflosse, Muskelwanderungen vor sich gehen, welche die Nerven aus der caudalen Richtung in die entgegengesetzte verlagern, so daß ihr Stamm, gegen den hinteren Rand des Knorpels gedrängt, in diesen einzutreten gezwungen ist, wenn die nervöse Leitung erhalten bleiben soll. Um im einzelnen diesen Prozeß verfolgen zu können, bedarf es eines kurzen Exkurses in das Gebiet der Flosse.

Gegenbaur hat schon in seinen Untersuchungen über die Brustflosse dargethan (1865, S. 143, 144), daß bei den Rochen zum Unterschied von den Haien das Propterygium eine besonders mächtige Ausbildung seines Basale und einen reichen Besatz mit Radien besitzt. Später hat er dann (1870) die Entstehung desselben als eine weitere Ausbildung der bei Haien bestehenden Gliederung der Brustflosse eingehend nachgewiesen. Anschließend an Vorgänge am Propterygium der Beckenflosse, welche in successivem Ueberwandern von rostralen Radien des Metapterygiums auf das Propterygium bestehen, nimmt Gegenbaur einen gleichen Vorgang auch für die Brustflosse der Rochen an. In dem Maß, als Radien in immer größerer Zahl mit ihren basalen Enden auf einem vorderen Strahl (dem bei Haien schwach oder gar nicht

entwickelten Propterygium) sich aufreihen, muß dieser mit seinem distalen Ende in cranialer Richtung ausweichen und sich gleichzeitig verlängern, damit Raum für die Masse der andrängenden Radien gewonnen wird. So schiebt sieh das Propterygium der Rochen allmählich von dem Punkte seiner Entstehung, der hinteren Grenze des Metapterygiums, an kopfwärts, um auf dem Höhepunkt seiner Ausbildung (bei Myliobatiden und Trygoniden) sogar vor dem Kopf mit demjenigen der anderen Seite zu verschmelzen. Der Prozeß ist aber mittlerweile am rostralen Rand des Metapterygiums fortgeschritten, indem immer weitere Radien auf den Schultergürtel überwanderten und ihrerseits das Mesopterygium bildeten, das bekanntlich auch die Squaliden meist in vorzüglicher Ausbildung besitzen.

Daß derartige Verschiebungen der Skelett- und Muskelelemente der Brustflosse von Einfluß auf das Zustandekommen der Knorpelkanäle sind, läßt sich durch folgende Befunde stützen. Die großen Muskeln der Brustflosse, der Hebe- und Senkmuskel, zerfallen in eine große Zahl einzelner Muskeln, Mm. radiales (Muskelfascikel, wie ich sie früher nannte [1892]), welche, wenn auch nicht innige, Beziehungen zu den Knorpelradien der Flosse besitzen (Taf. XII, Fig. 1 u. 2, mit ausgezogenen Linien und griechischen Buchstaben bezeichnet). Von diesen werden die am rostralen Rande des Mesopterygiums gelegenen, bei den daraufhin von mir untersuchten Tieren, stets von Aesten desjenigen Ramus pterygialis communis versorgt, welcher als letzter Nerv den Hauptkanal des Schultergürtels passiert. Bezeichne ich mit φ, υ, τ, ς, ϱ u. s. w. diejenigen Radialmuskeln, welche auf dem letzten (cranialsten [1]), vorletzten, drittletzten u. s. f. Radius des Mesopterygiums liegen, so finde ich folgendes:

Hexanchus B	M. pteryg. s. brach. sup.	$\varsigma, \tau, \upsilon, \varphi$	versorgt v. R. pter.	sup.	6 [2])
	" " " " inf.	τ, υ, φ	" " " "	inf.	5 [2])
Acanthias C (Taf. XII, Fig. 1)	" " " " sup.	τ, υ, φ	" " " "	sup.	5 [2])
	" " " " inf.	$\varsigma, \tau, \upsilon, \varphi$	" " " "	inf.	5 [2])
Laemargus	" " " " sup.	$\varsigma, \tau, \upsilon, \varphi$	" " " "	sup.	5 [2])
	" " " " inf.	τ, υ, φ	" " " "	inf.	5 [2])
Trygon	" " " " inf.	τ, υ, φ	" " " "	inf.	28 [2])

Ich verweise auch auf die Abbildungen von Swan von den Nerven der Brustflosse bei Raja (1835, Taf. XI), wo sich der

---

1) Die Buchstabenbezeichnung ist mit Rücksicht auf den Befund bei Acanthias gewählt. Mit α bezeichne ich bei diesem den auf dem Stammradius (Metapterygium) liegenden M. radialis.

2) Nach Liste S. 273 der letzte Nerv des Hauptkanals.

betreffende Nerv an der Stelle befindet, wo im Vergleich mit Rajaskeletten der rostrale Rand des Mesopterygiums liegt[1]).

Wenn auch gerade hier eine Ergänzung und weitere Durcharbeitung des Materials besonders erwünscht ist, so scheinen doch die Beziehungen des letzten, durch den Hauptkanal ziehenden Nerven zu diesem Kanal und zum rostralen Rand des Mesopterygiums konstante zu sein: die einen sind die Ursachen der anderen. Denn daß gerade diejenigen Nerven, welche die Muskulatur des Propterygiums versorgen, in den Knorpel eingeschlossen sind, erklärt sich am ungezwungensten daraus, daß die Bewegung des Propterygiums und seiner Muskulatur in rostraler Richtung die Umschließung derselben hervorgerufen hat. Meso- und Metapterygium sind bei den Squaliden mit so schmaler Basis (das Metapterygium manchmal gar nicht) an den Proc. condyloideus des Schultergürtels befestigt, daß die Nerven um den hinteren Rand des Knorpels nur mit geringem Umweg verlaufen können, um die Muskulatur der Basalia zu erreichen. Das Propterygium artikuliert soweit rostral am Extremitätenbogen, daß der Weg durch den Knorpel der kürzere ist. Da das Propterygium der Brustflosse eine abgeschlossene Bildung, eine einheitliche Knorpelplatte mit schmaler Basis und verschieden reichem Radienbesatz ist, erklärt es sich auch, daß alle Nerven der zugehörigen Muskulatur in einem Knorpelkanal vereinigt sind, welcher in seiner Lage durch die Artikulationsstelle des medialen Endes des Propterygiums bestimmt ist.

Es giebt verschiedene Haie, welche nur ein Basale besitzen. Sieht man in diesem ein Homologon des Metapterygiums, so könnte es als Einwand gegen die obigen Ausführungen betrachtet werden, daß der Schultergürtel derselben trotz des Fehlens eines Propterygiums einen Knorpelkanal besitzt. Scymnus z. B., ein Squalide mit nur einem Basale des Brustflossenskeletts, hat aber schon durch Gegenbaur verschiedene Beurteilung dieses Knorpels gefunden. Wenn auch in späteren Arbeiten Gegenbaur in demselben etwas Primitives, ein primäres Metapterygium erblickt, (1870, S. 433 und 1895, S. 132), so hat er doch früher Reduktionen im lateralen Bereich des Flossenskeletts angenommen (1865, S. 142).

1) Daß stets mehrere, den einzelnen Strahlen angehörende Muskelfascikel von Aesten eines Spinalnerven versorgt werden und jedes Fascikel von verschiedenen Spinalnerven Aeste erhält (polyneur), habe ich schon in meiner Dissertation angegeben (1892, S. 22—25). Mollier hat Letzteres später auch bei Embryonen gefunden (1893, S. 28).

Letzterer Ansicht möchte ich den Vorzug geben. Denn der verwandte Laemargus besitzt ein wohlausgebildetes Mesopterygium und ein Propterygium. Ob beide bei Scymnus verloren gegangen sind oder nur ihre Selbständigkeit einbüßten und mit dem primären Metapterygium verschmolzen sind, ist eine offene Frage. Eine derartige Verschmelzung ist von Howes (1887, S. 13) bei Cestracion für Pro- und Mesopterygium nachgewiesen worden. Bei jugendlichen Individuen dieses Tieres ist die Grenze zwischen beiden Basalia noch deutlich erkennbar, bei erwachsenen besteht ein einziges, ungetrenntes Knorpelstück (l. c., Taf. III).

Die Ansicht, daß die Verschiebung der Basalia an der Entstehung der Knorpelkanäle beteiligt sei, wird also durch ähnliche Fälle nicht widerlegt, weil in ihnen das Propterygium nur anscheinend fehlt. Es eröffnet sich aber hier ein lohnendes Feld für das Studium der Muskulatur und Innervation der Flossen. Ihm fällt es zu, den phylogenetischen Gang der regressiven und progressiven Prozesse zu enthüllen, welche sich an den Basalia der Brustflosse abgespielt haben. Auf die Aufgaben, welche hier zu lösen sind, hat schon Gegenbaur vor langen Jahren (1870, S. 431) hingewiesen, indem er sagt: „Wo das Propterygium nur aus dem Basale besteht (Heptanchus), sind die übrigen Glieder entweder rückgebildet oder verschwunden, oder es ist ein Stück davon ins Basale des Mesopterygiums mit aufgenommen, und die Endglieder sitzen dann dem Basale des Mesopterygiums an. Welcher von beiden Fällen besteht, kann vorläufig nicht entschieden werden.“

Ist mit der Vorwanderung des Propterygiums und seiner Muskulatur eine gleich gerichtete Verschiebung der ganzen vorderen Extremität kombiniert, so können schließlich die Knorpelkanäle sekundär verloren gehen. Bei Spinax ist die Art des Verlustes derselben durch individuelle Variationen am klarsten belegt (s. S. 280). Hier schreitet die seriale Umbildung der diazonalen Nerven in rostraler Richtung bis zu den vordersten Spinalnerven vor. Ist auch für diese schließlich der metazonale Verlauf kein Umweg mehr gegenüber dem diazonalen, so geben sie letzteren auf und es verschwindet schließlich der Knorpelkanal ganz, da bei Haien ein Ersatz durch die zu weit vorn im Kiemenbereich liegenden spino-occipitalen Nerven- und Muskelelemente nicht einzutreten pflegt. Rein negativ kann demnach auch die Verschiebung der ganzen Extremität von Wichtigkeit sein für das Vorhandensein der Knorpelkanäle und die Zahl ihrer Einschlüsse. Doch beschränkt sich ihr Einfluß auf den sekundären Verlust ersterer und die nachträg-

liche Verminderung letzterer. Die ursächliche Bedeutung der Verschiebung des Propterygiums und seiner Muskulatur für die Entstehung des Hauptkanals wird dadurch nicht geschmälert.

Bei Squaliden pflegt der untere Ast des Ramus pteryg. hervorzugt zu werden, wenn der letzte diazonale Nerv nur mit einem Ast durch den Knorpel, mit dem anderen metazonal verläuft (vergl. S. 273 Hexanchus, Heptanchus, Rhina) oder in noch höherem Maß, wenn nur untere Aeste diazonales Verhalten besitzen, die oberen sämtlich metazonales (S. 273, Spinax, Centrina, Scymnus). Es erklärt sich dies entweder durch eine extrem ascendente, von unten-vorn nach oben-hinten ansteigende Lage des Schultergürtels (Scymnus), welche den unteren Muskel mit seinem Ursprung in rostraler, den oberen entgegengesetzt in caudaler Richtung stark verlagert, oder durch die nach vorn gerichtete Ausbildung des vorderen Teiles des unteren Muskels zu einem funktionell selbständigen Vorwärtszieher der Flosse, welcher rostral vom Propterygium am Schultergürtel entspringt (vergl. meine Dissertation 1892, S. 34).

Für den Hauptkanal lassen die konstanten Beziehungen des letzten, ihm angehörigen Nerven zum Grenzbezirk zwischen Meso- und Proterygium die ursächliche Beteiligung bestimmt abgrenzen, welche die Verschiebungen im Brustflossenskelett an seiner Genese gehabt haben. Für die accessorischen Kanäle ist dies nicht möglich. Dieselben entsprechen nicht etwa dem Mesopterygium schlechthin. Denn die meisten Squaliden sind im Besitz eines solchen, ermangeln aber der Nebenkanäle. Andererseits sind die accessorischen Kanälchen dort am zahlreichsten, wo das Mesopterygium die breiteste Artikulationsfläche mit dem Schultergürtel gewonnen hat, bei den Rochen. Auch werden die feinen, getrennten Kanälchen der Trygoniden genetisch nicht unbeeinflußt sein durch die Artikulation freier Radien am Schultergürtel (Gegenbaur, 1865, Howes, 1890 [Neopterygium]). Aber zu bestimmen, inwieweit die rostrale Verschiebung der Skelettteile der Flosse und inwieweit die caudale der ganzen Extremität, also des Schultergürtels, das Auftreten, die Zahl und Verschmelzung der sekundären Kanälchen bedingen, ist zur Zeit unmöglich. Es bedarf auch dazu der genauen Erforschung und Vergleichung der Muskulatur des Mesopterygiums und ihrer Innervation. Außerdem aber kommen die Verhältnisse des Beckengürtels in Betracht. Bei der Besprechung der Knorpelkanäle desselben werde ich hier anzuknüpfen haben.

Aus den Inkongruenzen, welche zwischen der Zahl der Nerven des Hauptkanals und ihrer serialen Wertigkeit bestehen, muß man, wie bereits erwähnt, folgern, daß die Verschiebung der vorderen Extremität nach hinten unbeteiligt ist daran, daß bald wenige, bald viele Nerven durch den Hauptkanal verlaufen. Die wahre Ursache für die Zunahme der Anzahl derselben ist in der Ausbildung des Propterygiums enthalten. Denn die konstanten Beziehungen zwischen dem letzten Hauptlochsnerven und der Meso-Propterygialgrenze der Brustflosse berechtigen dazu, für die Ausbildung der Propterygiummuskulatur diesen Nerven als den Ausgangspunkt einer aufsteigenden Skala zu betrachten. Bezeichne ich ihn deshalb bei allen Haien mit I und die nach vorn folgenden Nerven mit II, III etc., so erhalte ich folgenden Ausdruck des numerischen Verhaltens der Einschlüsse des Hauptkanals:

I.—IV.	Nerv	(z.	B.	Acanthias)
I.—VI.	„	(„	„	Rhina)
I.—XII.	„	(„	„	Pristis)
I.—XVI.	„	(„	„	Torpedo)
I.—XVIII.	„	(„	„	Raja cl.)
I.—XXVI.	„	(„	„	Trygon)

Es findet von der Meso-Propterygialgrenze eine allmähliche Fort- und Weiterbildung des Propterygiums und seiner Muskulatur nach dem Kopfe zu statt. Es deckt sich der Befund am Nervensystem völlig mit dem von Gegenbaur aus dem Vergleich der Skelette von Brust- und Bauchflosse erschlossenen Modus (1870) der Entstehung des Propterygiums. In dem Maß, in welchem diese Fortbildung vorschreitet, wächst die Zahl der Nerven, welche in den Knorpelkanal hineingeraten.

Man kann sich die Schwierigkeiten, welche in der Kombination der numerischen Zunahme der diazonalen Nerven mit der metamerischen, cranio-caudal fortschreitenden Umbildung derselben für das Verständnis bestehen, erleichtern, wenn man ausgeht von solchen Formen, welche nur einen dieser Prozesse aufweisen, z. B. den Lamniden. Odontaspis unterscheidet sich z. B. von Acanthias kaum in der Zahl der Hauptlochsnerven. Dagegen ist die metamerische Umbildung bei dem Lamniden gegenüber dem Spinaciden um 5 Segmente nach hinten fortgeschritten (Liste S. 273). Es entsteht daher die Frage, ob bei denjenigen Haien, bei welchen numerische und metamerische Umbildung zusammen vorkommen, zugleich mit der Verschiebung der ganzen Extremität nach hinten die cranialwärts liegenden Nerven und Muskeln der Brustflosse er-

halten blieben, weil in demselben Maß das Propterygium sich nach vorn verschob, oder ob dieselben gerade so wie bei den Lamniden und manchen Carchariiden (Zygaena, Prionodon glaucus) zunächst verloren gingen und später bei der retrograden Vorwanderung des Propterygiums wieder neu erworben wurden.

Hierzu hat Fürbringer, ausgehend von der bereits erwähnten Verschränkung des Plexus cervicalis und brachialis und der dorsalen Lage der Aeste des letzteren, der ventralen derjenigen des ersteren[1]), Stellung genommen, wenn er sagt: „Bei den Rochen mit ihrer an sich ziemlich weit hinten (caudal) liegenden, aber mächtig nach vorn (rostralwärts) entfalteten Brustflosse hat sich auch der Plexus brachialis in ansehnlichem Grade nach vorn vergrößert, und darum deckt er den wegen der mehr hinteren Lage der Flosse nach hinten ausgedehnten Plexus cervicalis in großer Ausdehnung" (1897, S. 390). Damit wird von ihm eine von hinten nach vorn fortschreitende Vermehrung diazonaler Nerven am rostralen Rande des Plexus neben der in umgekehrter Richtung stattfindenden am caudalen Ende, d. h. eine sekundäre Vergrößerung des Plexus brachialis angenommen. Die Rochenflosse kommt wieder in den Besitz rostraler Muskel- und Nervenelemente, die sie einst verloren hatte. Für diese Ansicht scheint mir die Beteiligung gerade der vordersten Spinalnerven an der Innervation der Brustflosse bei Rochen zu sprechen. In der Aufzählung S. 274, 275 stehen in den ersten Rubriken die Familien der so verschieden organisierten Squaliden und Batoiden zusammen, während in den folgenden letztere ganz verschwinden. Es ist unwahrscheinlich, daß in der gleichmäßigen Uebereinstimmung sämtlicher, auch hoch differenzierter Rochen mit den primitiveren Squaliden etwas Primäres vorliegt. Einleuchtender erscheint es auch mir, daß der von der Wanderung der Extremität zeitlich unabhängige Ausdehnungsprozeß der Flosse sekundär wieder Besitz von alten Muskelterritorien ergriffen hat.

Außerdem müßte eine Uebereinstimmung bestehen zwischen dem Maß der metamerischen Umbildung der Nerven und der Größe des Propterygiums, wenn metamerische Umbildung und numerische Zunahme der Propterygiumnerven von Anfang an synchron verlaufen

---

1) Vergl. hierzu auch meine Abbildungen auf Taf. VI, VII und VIII.

wären. Eine Vergleichung der Skelette[1]) ergiebt jedoch, daß z. B. bei Myliobatis eine weit stärkere Verschiebung nach vorn stattgefunden hat als bei Raja vomer: trotzdem ist bei letzterer der Schultergürtel ein wenig weiter nach hinten gerückt (bis zum 23. Metamer) als bei ersterer (bis zum 21. Metamer). Das Skelett der Rhinobatusflosse unterscheidet sich erheblich von dem der Torpedoflosse, und doch steht bei beiden der Schultergürtel ungefähr an gleicher Stelle.

Eliminiert man deshalb aus der Liste S. 274 die Rochen, da ihre Beziehungen zu vorderen Spinalnerven sekundär durch Verschiebungen innerhalb der eigentlichen Brustflosse erworben sind, so ist in der Aufeinanderfolge der jedesmal ersten Spinalnerven vom letzten spino-occipitalen Nerven z bis zum 7. Spinalnerven der Ausdruck einer Wanderung der g a n z e n v o r d e r e n E x t r e m i t ä t zu erblicken. Nur ist festzustellen, wo diese Wanderung ihren Ausgangspunkt genommen hat. Daß nicht eine Verschiebung in gleicher Richtung wie bei dem Schultergürtel der Rochen in allen Fällen vorliegt, konnte an dem Beispiel von Spinax wahrscheinlich gemacht werden. Der jeweilig vorderste Nervenast, welcher die Brustflosse versorgt, ist meist sehr dünn, auch der zweite nicht ganz von der Dicke wie die folgenden Rr. pterygiales communes. Individuelle Schwankungen sind nicht selten (vergl. Liste S. 274 z. B. Acanthias, Spinax). Aber trotzdem wäre es unrichtig, hierin Zeichen der Rückbildung zu erblicken. Diese Schwankungen in Vorkommen und Ausbildung können ebensogut eine Neubildung einleiten wie bei Rochen, unter denen z. B. bei Torpedo ganz das Gleiche beobachtet wurde (Liste S. 274).

Hinweise auf eine Verschiebung der Vordergliedmaße nach vorn liefert aber die Zusammensetzung des Plexus cervico-brachialis bei einigen Haien. Ich hatte erwähnt, daß zwar ein Zusammenhang zwischen der Ausdehnung des Plexus und seinen Beziehungen zum procoracoidalen Gebiet d. h. der Zahl seiner cervikalen Komponenten besteht, daß aber noch Einflüsse auf seinen Bau einwirken müssen, welche die oft den cervicalen Anteil caudal überragende Ausdehnung erklären. Dieser rein pterygiale Nervenbestand wird in den gemeinsamen Plexus hineinbezogen, weil er mit den vorhergehenden cervico-pterygialen Aesten ge-

1) Auf diese kommt es bei diesem Vergleich an, nicht auf die Muskeln und Nerven. Denn zwischen ihnen und dem Skelett bestehen Diskrepanzen (Dissertation, 1892, S. 23—25).

meinsam durch den Hauptkanal des Schultergürtels verläuft. Ich habe in der Liste S. 265 durch eine punktierte Linie die Stelle bezeichnet, an welcher der letzte Nerv des Hauptkanals sich befindet. Manchmal ist der Plexus cervico-brachialis mit seinem caudalen Rande bis hierhin vorgedrungen, meist reicht er nicht so weit. Seine Ausdehnung findet in vielen Fällen sein Ende zwischen den beiden Linien, von welchen die eine das procoracoidale Gebiet, die andere den Bereich des Hauptkanals caudal begrenzt. Es ergiebt sich daraus, daß in der caudalen Wanderung des Schultergürtels und cranialen Verschiebung von Teilen der Rumpfmuskulatur ins prozonale Gebiet die Ursachen liegen, welche die Nerven wie durch Zug und Gegenzug zu einem einheitlichen Plexus verbinden.

Auffallend ist die starke Ausdehnung des Plexus cervicobrachialis bei Rhina und Pristis über beide Grenzlinien hinaus. Es gehören bei beiden 5 metazonale Nerven zu ihm. Dies läßt daran denken, daß bei ihnen einmal das diazonale Gebiet d. h. der Schultergürtel um etwa 5 Metameren weiter caudal gereicht habe, oder mit anderen Worten, daß letzterer um diese Strecke nach vorn verschoben sei.

Auf geringere Schwankungen der caudalen Begrenzung dieses Plexus wird man jedoch kein Gewicht legen dürfen. Denn die hintersten Nerven sind hin und wieder nur auf so kurze Strecken und so locker mit ihm verbunden, daß man das Zustandekommen oder Unterbleiben einer Vereinigung derselben mit dem Hauptplexus als sehr unwesentliche Schwankungen betrachten kann. Nahe Nachbarschaft und lockere Vereinigung gehen an dieser Stelle ohne genaue Grenze ineinander über.

3. Metazonale Nerven.

Ueber diese sind nur höchst spärliche Notizen in der Litteratur niedergelegt. Thacher (1876) fand bei Mustelus canis 3 Nerven 9^{vd}—11^{vd}) (1877, S. 305); ich beschrieb bei Acanthias, Scymnus, Odontaspis[1]) dieselben (1892); Zimmermann (bei Mollier 1893, S. 73) findet als hintere Grenze bei Raja asterias den 35., bei Trygon pastinacea den 54. Spinalnerven. Bei Embryonen von Torpedo liegt nach Mollier (1893, S. 48 und 152) der 23.—28. Brustflossennerv metazonal.

Berücksichtigt man die Beziehung zum Schultergürtel nicht, so giebt die embryologische Litteratur noch einige Aufschlüsse

---

1) Diese Angaben sind durch die weiter unten mitgeteilten zu ersetzen.

über die absolute Zahl der Brustflossennerven. Nach Rabl's (1892, S. 119) und Mollier's übereinstimmenden Befunden beträgt sie bei Pristiurus, Acanthias und Mustelus 11, nach Corning (1895, S. 173) bei Scyllium 9.

Für Ceratodus ist von Haswell (1883, S. 10) angegeben worden, daß die Brustflosse versorgt werde „by a single nerve trunk to which fibres from four spinal nerves contribute".

Da der Schultergürtel in die Rumpfmuskulatur, speciell den ventralen Teil derselben (Wikström, 1897, latero-ventral + medio-ventral part der Bauchmuskulatur nach Humphry, 1872, M. obliquus und rectus nach Maurer, 1891), eingeschlossen ist, war vorauszusehen, daß Wanderungen desselben von Einfluß auf die Zusammensetzung und metamere Struktur dieser Muskulatur sein mußten. Umgekehrt läßt sich der Nachweis einer metameren Umbildung, je hochgradiger sie ist, um so mehr als Stütze für die Wanderungstheorie verwerten [1]). Für die prozonale Region dieser Muskeln hat diesen Nachweis Fürbringer in seiner jüngsten Veröffentlichung geliefert (1897); daß auch im metazonalen Muskelgebiet Umbildungen bestehen, konnte ich für die nächste Nachbarschaft des Schultergürtels an Plexusbildungen zwischen denjenigen Aesten metazonaler Nerven, welche diese Muskeln versorgen und welche sich nicht an die Myosepten als Grenzen kehren, früher demonstrieren (1892, S. 13). Inzwischen haben die bisher nur in einer kurzen Mitteilung (1897, S. 404) veröffentlichten Untersuchungen von Wikström eine über die ganze ventrale Rumpfpartie ausgedehnte Umbildung der Myotome des M. obliquus bei Selachiern wahrscheinlich gemacht und gezeigt, daß dagegen die laterale, paraxonische Rumpfmuskulatur die primäre Metamerie unverändert bewahrt. Ich kann ersteres für alle von mir untersuchten Selachier und Holocephalen sicherstellen und finde das Extrem der bisher beobachteten Umordnung und sekundären Neugestaltung der Myotome bei den Notidaniden, unter denen z. B. bei Hexanchus jedes der vorderen metazonalen Myotome (mit Ausnahme der beiden ersten rudimentären) durch Aeste des 5., 6., 7., 8., 9., 10. und 11. Spinalnerven versorgt wird. Infolge von Umbildungen der Nervenstämme ist bei

---

1) Es soll damit nicht gesagt sein, daß die Verschiebung der Extremitäten allein die Umordnungen in der Bauchmuskulatur hervorbringen. Dies machen schon die Befunde Wikström's bei Petromyzonten und Myxinoiden unwahrscheinlich (Amphioxus?, 1897, S. 404).

pentanchen Selachiern die Verschmelzung der Bruchstücke zerstörter Myotome zu neuen, anscheinend unveränderten interseptalen Verbänden im ventralen Teil des Rumpfmuskels nicht so leicht zu bestimmen. Es ist hier nicht der Ort, auf diese Verhältnisse näher einzugehen, da eine Beschreibung der Muskulatur nicht zum Plane dieser Arbeit gehört. Ohne diese und ausreichende Abbildungen würden die verwickelten Verhältnisse kaum verständlich sein. Ich hoffe in einer weiteren Abhandlung eine zusammenhängende Darstellung der Umbildungen der Rumpfmuskulatur geben zu können, wenn die Untersuchungen WIKSTRÖM's in extenso veröffentlicht sind.

Hier will ich mich beschränken auf die allgemeinen Beziehungen der Nervenstämme zur Extremität. Schon durch ihren pro- oder metazonalen Verlauf werden die Gründe für die Wanderung der letzteren unterstützt werden.

Die ventralen Aeste der Spinalnerven bei den von dieser Untersuchung behandelten Tieren entsprechen den Intercostalnerven höherer Wirbeltiere. Diese Rr. intercostales s. ventrales verlaufen auf der Innenseite der Rumpfmuskulatur quer oder schräg zur Achse des Körpers bis zur Bauchmittellinie und geben dabei Aeste an die Muskulaturen, welche sie auf ihrem Wege berühren. Die Rami pterygiales sind Seitenäste dieser Hauptnerven. Jeder R. intercostalis besitzt, soweit er überhaupt an der Versorgung der Extremität beteiligt ist, einen Ramus pterygialis s. brachialis communis. Dieser durchbohrt den M. obliquus oder den Schultergürtel und teilt sich, wie bereits mehrfach erwähnt, ganz allgemein in einen Ramus pterygialis superior und inferior, von welchen der eine zum Flossenhebe-, der andere zum Flossensenkmuskel sich begiebt. Außerdem entsendet der R. pterygialis communis dicht vor oder hinter seiner Auflösung in die beiden Endäste einen Hautnerven, welcher sowohl die Haut des Bauches bis zur Mittellinie ungefähr über denjenigen Myomeren versorgt, welche von den Muskelästen des zugehörigen Ramus intercostalis innerviert werden, und außerdem die Haut der Flosse.

Die Spinalnerven mit Brustflossenästen besitzen also bei Selachiern, Holocephalen und Ceratodus[1]) außer mit der Musku-

---

1) Daß eine ähnlich zwiespältige Beziehung der Spinalnerven auch bei höheren Wirbeltieren ganz allgemein vorkommt, ist mir nicht unbekannt. Die primitiven Verhältnisse sind aber meistens verwischt dadurch, daß der eine Bestandteil vor dem anderen fast

latur der Brustflosse Verbindungen mit der Muskulatur und der Haut des Bauches. Da der Bauch in eine metazonale Region (M. obliquus + rectus und Bauchhaut s. str.) und prozonale Region (cervicale Muskulatur: Musculi coraco-arcuales [VETTER, FÜRBRINGER] und Hautbedeckung des Kiemenkorbes) zerfällt, so handelt es sich darum zu vergleichen, wie sich der Anteil der prozonalen, metazonalen und pterygialen Muskulatur und Haut auf die serialen Spinalnerven verteilt. Ursprünglich müssen und auch jetzt noch müßten entsprechende Anteile zusammengehören, wenn die Lage des Schultergürtels eine unverrückbare wäre: es müßte ein Spinalnerv mit metazonalem R. pteryg. auch einen metazonalen R. intercostalis und R. cutaneus besitzen, und die Grenze zwischen den Rami intercostales et cutanei metazonales und Rr. musc. et cutan. cervicales s. prozonales müßte serial zusammenfallen mit der Grenze zwischen den zur Flosse und den vor die Flosse verlaufenden Spinalnerven. Daß Letzteres nicht mehr bei Selachiern und Holocephalen der Fall ist, haben die Untersuchungen FÜRBRINGER'S gelehrt. Denn der Plexus cervicalis sendet sein Wurzelgebiet tief in den pterygialen Anteil des gemeinsamen Plexus cervicobrachialis hinein. Ueber die Versorgung des M. obliquus und rectus und der Bauchhaut auf der einen, der Mm. coracoarcuales und der Haut des Kiemenkorbes auf der anderen Seite durch Nerven mit dia- und metazonalen Rr. pterygiales möchte ich hier berichten. In der folgenden Tabelle enthält bei jedem Tier die obere Reihe die prozonalen Aeste, die untere die metazonalen Rami intercostales. Die ausschließlichen Hautäste sind mit c bezeichnet, die nicht besonders bezeichneten besitzen sowohl motorische wie sensible Elemente. Der letzte diazonale Nerv des betreffenden Tieres ist markiert durch Hervorhebung (fetten Druck) derjenigen Nummer, welche ihm in der serialen Reihe zukommt. Auskunft über den motorischen Anteil der Cervicalnerven holte ich mir aus FÜRBRINGER'S Angaben (1897, S. 384). Eigene Untersuchungen stellte ich darüber nicht an. Nur der Grenzbezirk zwischen hintersten Cervical- und vordersten Intercostalnerven fällt in den Rahmen dieser Aufzählung.

---

ganz verschwindet. FÜRBRINGER hat (1879, S. 349) darauf hingewiesen, daß z. B. der 2. und oft sogar der 3. Intercostalnerv des Menschen durch Verbindungen seiner Hautäste mit denen des Plexus brachialis (M. cutaneus internus minor), ein Verbindungsast, der als N. intercosto-humeralis Aufnahme in die anatomischen Lehrbücher gefunden hat, solche Doppelbeziehungen unterhält.

z	**0**, z, 1, 2, 3	Ceratodus
. . 1, 2	**3**, 4, 5	Spinax (ausgew. Tiere und Embryonen)
. . a, b	**5** . . . . . . 11, 12, 13 . .	Chimaera
. . 1, 2, **3**	4, 5	Spinax (indiv. Befund bei Embryo C, l)
. . 2, 3	3, **4**, 5, 6	Centrina
. . 2, 3, 4c	4, **5**, 6	Laemargus
. . 2, 3c, 4c	**5**, 6, 7	Acanthias
. 3, 4, 5*	5, 6, **7**, 8	Scymnus
. . 3, 4c, 5c	5, 6, **7**, 8	Heptanchus B
. 3, 4c, 5c, 6c*	5, **6**, 7, 8	Hexanchus B
. 3, 4c, 5c, 6c	5, 6, **7**, 8	Heptanchus A
. . 4, 5?, 6?,	**7**, 8, 9	Chlamydoselachus
. . 4, 5, 6?, 7?,	**6***, 7, 8, 9,	Prionodon
3, 4c, 5c, 6c, 7c, **8c**	9, 10,	Rhina
. . 6, 7c, 8c, 9c	**10**, 11, 12	Odontaspis
. 7, 8?, 9?, **10?**	11, 12	Zygaena
. 8, 9?, 10?, 11?	12, 13, 14, **15**, 16	Pristis
. . 10c, 11c, 12c, 13c	16, 17, 18, **19**, 20	Torpedo
. . 23?, 24?, 25?	27, **28**, 29, 30	Trygon

? Die Fragezeichen bedeuten, daß es fraglich ist, ob der betr. Nerv rein sensibel oder auch motorisch ist.
* bedeutet, daß der betr. Nervenast minimal dünn ist.

Pro- und metazonale Nerven sind nach diesen Befunden in verschiedener Weise gegeneinander abgegrenzt. Die primitivste Einrichtung besitzen auch hier in ausgeprägtester Weise die Notidaniden. Beide Regionen verschränken sich, indem derselbe Nerv sowohl sensomotorische metazonale, wie sensible prozonale Fasern ins Grenzgebiet sendet. Der letzte prozonale Hautnerv entspringt regelmäßig bei Hexanchus und Heptanchus vom R. intercostalis, also am caudalen Rand des Schultergürtels in der Nähe

des Hauptkanals (Taf. XI, Fig. 3) oder innen vom Coracoid, wird rückläufig und gelangt so an den rostralen Rand des Knorpels. Dort erreicht er die letzten Aeste des Plexus cervicalis und begiebt sich mit ihnen zur Haut. Bei Notidaniden kommt diese Spaltung der Nervenäste in pro- und metazonale Nerven meist bei zwei Spinalnerven vor (individuell bei Heptanchus nur bei einem). Ebenfalls bei zweien sah ich sie bei Prionodon menisorrah, bei einem unter den Spinaciden bei Centrina, Laemargus, Scymnus und ferner bei Ceratodus.

Bei den übrigen Squaliden und einigen Rochen sind die Umwälzungen, welche der Schultergürtel durch seine Wanderung im ventralen Bereich hervorgerufen hat, besser ausgeglichen. Der Knorpel trennt glatt die Aeste des einen Spinalnerven von denen des folgenden. Die nervösen Bahnen sind weniger kompliziert. Der Schultergürtel ist nicht mehr zwischen eng ihm anliegende Nervengabeln eingezwängt.

Bei manchen Rochen endlich sind Nerven im Grenzbereich ausgefallen (Torpedo, Trygon). Entsprechend der Verbreiterung des Schultergürtels sind Teile der Bauchwand rudimentär geworden, sie werden durch die Knorpelplatte des Coracoids ersetzt. So wird die Grenze zwischen pro- und metazonalem Nervenbereich eine immer markantere.

Am größten ist der Ausfall bei Chimaera. Er beträgt 8 Nerven. Doch ist der Schultergürtel nicht breiter als der bei Squaliden. Es muß aus anderen Gründen eine Atrophie großer Muskelbezirke bei den Holocephalen eingetreten sein. Bei dem weit nach vorn gerückten Schultergürtel, dem an Ausbildung, wenn auch nicht an Zahl der Kiemenbogen, stark rudimentären Kiemenkorb kann es nicht zweifelhaft sein, daß es sich um die prozonalen Mm. coraco-arcuales handelt. In dem Maß, als diese Muskulatur schwächer wurde und der Kiemenapparat sich verkleinerte, rückte die vordere Extremität nach vorn. Fürbringer (1897) hat dies schon aus der medio-transversalen Lage des Plexus cervicobrachialis geschlossen und auf dieselbe Weise begründet. Warum in diesem Fall wie wahrscheinlich in anderen (s. weiter unten bei Ceratodus) die prozonalen Elemente nicht successive hinter den Schultergürtel gewandert und mit dem M. obliquus und rectus verschmolzen sind, ist schwer zu sagen. Doch scheint ein Zusammenhang zu bestehen mit Umordnungen im hinteren Bereiche der Bauchmuskulatur, auf welche andere Eigentümlichkeiten der Intercostalnerven bei Chimaera hindeuten (s. weiter unten).

Es ergiebt sich aus dem Nervenbefund, daß bei Chimaera der Schultergürtel einst eine ähnliche Lage einnahm wie jetzt der von Zygaena, bei welcher ebenfalls der 11. Spinalnerv den ersten Intercostalnerven entsendet.

In der Liste S. 296 ist derjenige Spinalnerv, welcher den letzten Ast durch den Hauptkanal sendet, durch fetten Druck bezeichnet. Durch ihn ist dasjenige Metamer angegeben, bis zu welchem die seriale Umwandlung der Flossenmuskulatur am vorderen Rand der Flosse gediehen sein würde, wenn man die Vorwärtsverschiebung der Basalia des Brustflossenskeletts (Propterygium) eliminiert. Denn da nach den Ausführungen im vorigen Kapitel zwei ursächliche Momente an der Umschließung von Nerven durch den Knorpel beteiligt sind: die metamere caudale Verschiebung der ganzen Extremität und die rostrale Verschiebung innerhalb eines Teiles derselben, der Brustflosse, so drückt nach Elimination des letzteren Komponenten, dessen hintere Abgrenzung der letzte Hauptlochsnerv bildet, der in unserer Liste fett hervorgehobene Spinalnerv aus, daß relativ bis zu ihm die metamere Umwandlung der Muskulatur am vorderen Rand der Flosse fortgeschritten ist. Vergleicht man dieses Metamer mit denjenigen, zwischen welchen der Schultergürtel im ventralen Rumpfmuskel liegt, so zeigt sich, daß in den meisten Fällen die metamere Stellung der Brustflossenmuskulatur mit ihrer relativen vorderen Grenze weiter caudal gelegen ist als diejenige des Schultergürtels. Denn der letzte Hauptlochsnerv gehört nur selten dem ersten Intercostalnerven an, rückt vielmehr bei Squaliden (Notidaniden) bis zum 3., bei Rochen (Pristis, Torpedo) bis zum 4. Intercostalnerven im höchsten Falle nach hinten vor. Nur selten ist die relative vordere Grenze der Brustflossenmuskulatur in prozonale Metamere verschoben. Denn der letzte Hauptlochsnerv entspringt nur bei Rhina, Zygaena und (im individuellen Fall) bei Spinax vom letzten Cervicalnerven.

Diese Diskrepanzen erklären sich zum Teil aus der ascendenten, von vorn-ventral nach hinten-dorsal aufsteigenden Lage des Schultergürtels innerhalb der Rumpfmuskulatur. Dadurch können sich im ventralen Winkel hinter dem Schultergürtel Reste von Myotomen erhalten, welche weiter dorsal nicht mehr existieren. In der That versorgen die ersten Intercostalnerven nur diese. Doch läuft das Maß der Schrägstellung nicht parallel der Zahl dieser Nerven. Bei Heptanchus z. B. ist die Schrägstellung bedeutend geringer als bei Scymnus, und doch ist die Zahl der überschüssigen Myotome bei beiden gleich. Fürbringer hat bereits durch Vergleich des Abstandes des Schultergürtels vom Kopf, den er an der

dorsalen metameren Muskulatur maß, mit der Zahl der die Mm. coraco-arcuales bildenden ursprünglichen Myotome gefunden, daß letztere zu gering und schwankend ist, als daß man sie in direkte Beziehung zur Stellung des Schultergürtels bringen könnte (1897, S. 385—388). Auch der oben durchgeführte Vergleich führt zu dem Resultat, daß die prozonale Rumpfmuskulatur nicht in demselben Maß metamerisch umgebildet ist wie die Flossenmuskulatur und daß sie gegenüber letzterer an Metamerenzahl meist zurücksteht.

So sehr diese Diskrepanzen komplizierte Umwandlungsprozesse gerade innerhalb der dem Schultergürtel benachbarten Gebiete bezeugen und deshalb für Verschiebungen desselben sprechen, so wenig scheinen sie mir das Problem der Lösung zu nähern, in welcher Richtung der Schultergürtel, speciell der Squaliden, gewandert ist. Um so mehr muß, wenn einmal für die Holocephalen eine Vorwärtswanderung erwiesen ist und bei Spinax (vielleicht auch Rhina und Pristis) sich Anzeichen gefunden haben, welche sich für eine solche deuten lassen, die Aufmerksamkeit auf etwaige Kriterien gerichtet sein, welche eine Entscheidung ermöglichen.

Es erscheint daher von Wichtigkeit, auch die Lagebeziehungen der Arteria subclavia s. zonalis zu den Spinalnerven zu berücksichtigen. Denn dieses Gefäß verläuft von der Aorta, wo es dicht hinter der letzten oder vorletzten Kiemenarterie entspringt, auf der medialen Seite der lateralen Rumpfmuskulatur bis an das Coracoid und folgt dessen caudalem Rand bis gegen die Bauchmittellinie hin. Es ist vorauszusehen, daß es sich bei Wanderungen des Schultergürtels mit diesem in geringen Grenzen verschiebt, und gewinnt dadurch für uns besonderes Interesse. Ebenso die Vena subclavia s. zonalis, welche, medial von der Arterie, zum Schultergürtel dieselbe Lage besitzt und unter dem Levator scapulae in den Cuvier'schen Sinus mündet. Beide Gefäße liegen im Bereich metazonaler Nerven.

Meine Beobachtungen erstrecken sich bisher fast nur auf Spinaciden, bei welchen Spinax selbst mit seiner am meisten von allen Squaliden dem Kopf genäherten vorderen Extremität für die Untersuchung am günstigen erscheint.

Ich fand folgende Stellung von Arterie (A) und Vene (V) bei:

	letzter Hauptlochsnerv:
Spinax B, l: 3^{vd} VA 4^{vd} 5^{vd}	2^{v}
Spinax B, r: 3^{vd} 4^{d} VA 4^{v} 5^{vd} (s. Taf. XI, Fig. 6)	3^{v} (Spur)
Spinax A, r: 3^{vd} 4^{vd} V 5^{d} (Ast) A 5^{d}_{v} (Ast)	3^{v} (Starker Ast)

Wie zu erwarten war, verschieben sich die Gefäße in gleicher Richtung wie die Extremität, aber nicht a tempo mit ihr. Besonders der Vergleich zwischen Exemplar A, r und B, l lehrt, daß die metamere Stellung der Brustflosse nur um den Teil eines Metameres geändert ist, diejenige der Vene um ein ganzes Metamer, diejenige der Arterie sogar um ein Metamer und Bruchteile eines zweiten. Die rechte Seite des Exemplars B nimmt eine Mittelstellung ein, läßt aber auch deutlich erkennen, daß die Verschiebungen zwar gleichsinnig, aber nicht proportional sind. Auch bei Acanthias schiebt sich zwischen die Gefäße und den Schultergürtel ein metazonaler Nerv ein (der 6.).

Mit einer Verschiebung der Vordergliedmaße nach hinten läßt es sich nicht in Einklang bringen, daß die Gefäße derselben schneller caudal wandern als die Extremität selbst. Denn man muß sich doch vorstellen, daß die Gefäße bei einer successiven Stellungsänderung des von ihnen versorgten Gebietes allmählich mitgezogen werden oder eine Umbildung erleiden, indem in der betreffenden Richtung günstiger gelegene Anastomosen die Blutzu- und -abfuhr besorgen und die verödenden alten Blutbahnen ersetzen. Die Entwickelungsrichtung geht also von Spinax A, r über B, r zu B, l, indem allmählich eine Umbildung der Gefäße stattfindet, welche sie dem Schultergürtel nähert, nicht in umgekehrter Richtung, welche sie von demselben entfernen würde. Zu einer völligen Anlagerung an den Schultergürtel, wie ich sie bei der Arterie von Chlamydoselachus, Centrina und Prionodon finde, kommt es weder bei Spinax noch bei Acanthias.

Die Verschiebung der Gefäße des Schultergürtels bei Spinax (und Acanthias) unterstützt also die Ansicht, daß hier die Vordergliedmaße eine rostrale Verschiebung erlitten hat.

Im vorhergehenden Abschnitt ist ausführlich die Beziehung von Aesten des oder der ersten metazonalen Nerven zu den Kanälen des Schultergürtels beschrieben worden. Durch diese erleiden jene Nerven natürlich eine Einbuße. Der oder die vordersten metazonalen Nerven sind häufig unvollständig. Dasselbe findet sich auch bei dem letzten metazonalen Nerven der Brustflosse, während alle in der Mitte liegenden Aeste stets wohl ausgebildete Rr. superiores und inferiores besitzen. Die Stärke derselben schwankt nur in minimalen Grenzen (mit Ausnahme von Ceratodus und Centrina, siehe weiter unten). Auch hierin ist der letzte metazonale Nerv meist von ihnen verschieden, da er erheblich dünner zu sein pflegt.

Ich fand nie eine Unvollständigkeit desselben bei Holocephalen und Ceratodus, wohl einmal bei einem Squaliden (Scymnus) und hin und wieder bei den Rochen. Bei Rhinobatus und Raja vomer ist der letzte Brustflossennerv ein R. pteryg. superior, bei Myliobatis wie bei Scymnus ein R. pteryg. inferior.

Im folgenden gebe ich eine Zusammenstellung der Summe der metazonalen Nerven (unabhängig von ihrer serialen Stellung) bei den untersuchten Fischen. An erster Stelle steht die Summe der vordersten, an letzter der hinterste unvollständige Ast, in der Mitte die Summe der vollständigen metazonalen Nerven; ^{v} und ^{d} werden wie bisher für Ramus superior und inferior gebraucht.

Scymnus	6^{d}	5^{vd}	1^{v}	
Spinax	3^{d}	6^{vd}	0	
Laemargus	0	7^{vd}	0	
	1^{d}	7^{vd}	0	Torpedo
Chlamydoselachus	0	8^{vd}	0	
Chimaera, Prionodon Acanthias C	0	9^{vd}	0	
Hexanchus	2^{d}	9^{vd}	0	
Centrina	4^{d}	10^{vd}	0	
Odontaspis	Spur^{d}	11^{vd}	0	
	0	11^{vd}	1^{d}	Rhinobatus
Ceratodus	0	12^{vd}	0	
Heptanchus	1^{d}	12^{vd}	0	
	0	13^{vd}	0	Pristis
	0	14^{vd}	0	Raja clavata
	0	15^{vd}	1^{d}	„ vomer
Rhina	1^{d}	21^{vd}	0	
	1^{d}	22^{vd}	1^{v}	Myliobatis
	4^{d}	22^{vd}	0	Trygon

Die vorliegenden Zahlen, in ihrer Unabhängigkeit von der serialen Reihenfolge der Spinalnerven betrachtet, geben einen ungefähren[1]) Maßstab für die Vergrößerung der Flosse in ihrem hinteren Teil, unabhängig von den Wanderungen der ganzen Extremität. Es ist auffallend, daß die Divergenz bei den beiden großen Unterabteilungen der Haie, zwischen der Squaliden- und Batoidenflosse, verhältnismäßig gering ist. Es drängen sich zwar die Squaliden mehr im Anfang und in der Mitte der Liste zusammen, die Rochen mehr am Ende derselben; es kommt aber sowohl bei ersteren eine der stärksten Vergrößerung bei Rochen kaum nach-

1) Der Ausgangspunkt ist nicht derselbe, da bei den Squaliden fast die ganze Versorgung des Mesopterygiums, bei den Rochen nur ein Teil desselben den ersten metazonalen Nerven zufällt (accessorische Kanälchen!).

stehende Ausdehnung im Einzelfalle (Rhina) vor, und bei letzteren giebt es, wenn auch selten (Torpedo) Formen, die nur von wenigen Squaliden an Kleinheit übertroffen werden[1]). Dieser Parallelismus in der Ausbildung der hinteren Abteilung (Meta-, Teil des Mesopterygiums) der Brustflosse bei Squaliden und Batoiden steht im schärfsten Gegensatz zu der Divergenz, welche im vorderen Abschnitt (Propterygium) herrscht. Dort (Liste S. 273) giebt es kaum Uebergänge, geschweige denn Uebereinstimmungen zwischen der Summe der Nerven bei Mitgliedern beider Familien. Die Rochen sind hoch differenziert und allermeist weit entfernt in der Ausbildung des vorderen Flossenabschnittes gegenüber den Squaliden. „Die größte Verschiedenheit bietet der vordere Randabschnitt (scil. der Flosse), sowohl in Beziehung zum Archipterygium, als auch im Vergleich der einzelnen Formen unter sich, während im hinteren Abschnitte, dem Metapterygium, der Zustand des Archipterygiums am vollständigsten erhalten ist" (1870, S. 134). Die hier von Gegenbaur festgestellte Konstanz des hinteren Flossenabschnittes des Skeletts deckt sich vollkommen mit meinen Befunden von der Innervation.

Eine ganz besondere Stellung nimmt Ceratodus ein. Da die Flosse dieses Dipnoers dem hinteren Rand des Schultergürtels nur mit dem basalen Stammglied ihres Skeletts angefügt ist und weiter keine Artikulationen mit der lateralen Fläche desselben besitzt (wie die Coraco-mesopterygial- und Coraco-propterygial-Verbindung der Haie), ist der Mangel jeglicher Knorpelkanäle und diazonaler Nerven wahrscheinlich ein primitiver. Das Innervationsgebiet der Flosse erstreckt sich namentlich caudalwärts weit über die Basis der Flosse hinaus, bis zum 11. Spinalnerven. Rostral bezieht dasselbe noch einen feinen Ast des letzten occipitalen Nerven z. Bei Selachiern und Holocephalen erstreckt sich der Plexus brachialis nie so weit nach vorn. Nur unter den Ganoiden ist bei Acipenser und Polyodon (?) (Fürbringer, 1897, S. 457) Gleiches beobachtet worden. Sämtliche Rami pterygiales der Ceratodusflosse, von z bis zum Ast des 11. Spinalnerven, sind zu einem einheitlichen Plexus brachialis s. omopterygialis verwebt. Bei Selachiern und Holocephalen dagegen treten die Flossennerven caudal vom Schultergürtel selbständig zur Extremität, und erst in unmittelbarer Nähe derselben sowie innerhalb ihrer Muskulatur kommt es zu den ausgedehnten distalen Plexusbildungen (vergl. Taf. XIII, Fig. 3). Letztere sind jedoch nicht mit dem intra-

2) Bemerkenswert ist die Stellung von Heptanchus mit seiner nächst Rhina am weitesten ausgedehnten Flosse.

abdominalen Plexus der Ceratodusextremität zu homologisieren; denn auch Ceratodus besitzt jene peripher gelegenen Nervengeflechte.

Der intraabdominale Plexus brachialis der Ceratodusbrustflosse ist äußerst dicht mit anderen Aesten derjenigen Intercostalnerven verschmolzen, von welchen er selbst seine Wurzeln bezieht. Diese Aeste schließen sich oft nur auf kurze, manchmal auch auf längere Strecken dem eigentlichen Plexus an, verlaufen dabei wie dieser nach vorn oder aber auch nach hinten und verlassen stets weiter vorn oder hinten die Plexusbahn, ohne mit den Rr. pterygiales Verbindungen eingegangen zu sein. So entsteht eine Struktur, (wenn auch nicht so kompliziert), ähnlich derjenigen des Grenzstranges beim Symphaticus höherer Wirbeltiere. Da namentlich im hinteren Bereich des Plexus die Rami pterygiales äußerst zart, die mit ihnen streckenweise verschmolzenen Rumpfmuskeläste der Intercostalnerven bedeutend stärker sind, und noch dazu starke bindegewebige Hüllen den Plexus umgeben, bedarf es subtiler Präparation und einiger Geduld, um den Verlauf der pterygialen Aeste zur Brustflosse aus dem Gewirr von Nerven zu sondern [1]).

Die Details der Plexusbildung werden aus Taf. X, Figg. 1 und 2 am leichtesten erkennbar sein. Hindeuten will ich besonders auf die nahe Nachbarschaft des Plexus mit der Wirbelsäule im caudalen Bereich. Er zieht vom hintersten Ende anfangs parallel der Wirbelsäule medial vom Hals der Rippen hinweg und senkt sich erst kurz vor Beginn der Flossenbasis ventro-lateral zu dieser abwärts. Dabei liegt der Plexus aber nicht wie die Intercostalnerven zwischen der Bauchmuskulatur und ihrer derben Innenfascie, sondern streckenweise innen von letzterer. Die letzte Wurzel des Plexus durchbohrt die Fascie von außen nach innen, begiebt sich auf der Innenfläche bis zum nächst vorhergehenden Spinalnerven, durchbohrt die Fascie von innen nach außen, um jenen zu erreichen, und nimmt Aeste von ihm auf, durchbohrt dann abermals als Plexus die Fascie von außen nach innen und wiederholt dieses Spiel bei jedem Spinalnerven bis zum 4. Weiterhin liegt der Plexus dann zwischen Fascie und Muskulatur. Der caudale Teil des Plexus ist durch die Fascie wie ein Zwirnfaden durch Stoff gereiht. Auf Taf. IX, Fig. 1 sind die medial von

---

1) Es gelang mir nicht, zu eruieren, ob Nerv 11 bis zur Brustflosse einen Ast entsendet. Doch halte ich die Beteiligung des obersten der beiden mit dem Plexus verbundenen Aeste (Fig. 1, Taf. X) für sehr wahrscheinlich.

der derben Fascie liegenden Nerven in dunklem Ton wiedergegeben.

Die Basis der Extremität endet im Niveau des 3. Spinalnerven (c). Alle folgenden Wurzeln des Plexus liegen hinter der Achselhöhle (Taf. X, Fig. 1). Bei keinem Selachier oder Holocephalen besteht ein gleich weit über die Basis der Flosse caudal ausgedehnter Plexus. Nur bei Centrina ist eine, freilich erheblich kleinere Plexusbildung zwischen den (5) letzten metazonalen Nerven vorhanden (Taf. XII, Fig. 7), die ich Plexus omopterygialis posterior im Gegensatz zu dem vorderen Plexus brachialis s. omopterygialis anterior nenne. Der Plexus omopterygialis des Ceratodus setzt sich offenbar aus zwei Teilen zusammen, einem besonders stark entwickelten Plexus post. und einem schwach entwickelten Plexus ant., welche ohne deutliche Grenze ineinander übergehen. Denn der vordere Teil besitzt alle Merkmale der entsprechenden Plexus bei Selachiern, da er eine ähnliche metamere Zusammensetzung wie diese hat und vor der Flosse liegt. Nur ist er kleiner als die meisten, aber nicht als alle. Denn bei gewissen Spinaciden (Centrina, Spinax) geht auch der Plexus anterior nicht über den 2. Spinalnerven hinaus. Der hintere Teil ist homodynam dem Plexus omopteryg. post. von Centrina, ebenfalls seiner serialen Zusammensetzung und Lage nach. Denn auch bei Centrina liegen die Aeste dieses Plexus hinter der Achselhöhle der Extremität. Es sind die beiden Teile des Plexus bei Ceratodus beim Durchtritt durch die Muskulatur noch getrennt erkennbar. Denn das Gros derjenigen Nervenfasern, welche Nerv 11—c (3) zur Flosse entsenden, verläuft an einer besonderen Stelle durch die Muskulatur der Bauchwand (in Taf. IX als Plexus post. bezeichnet, vergl. auch Taf. X, Fig. 2), welche um die Breite der sehr stark entwickelten 1. Rippe von den am vorderen Rippenrand durch die Muskulatur sich begebenden Aesten von z—b entfernt liegt. Die Verbindungen beider Teile, welche bald stärker (Taf. IX, Fig. 1), bald schwächer (Taf. X, Fig. 2) bei verschiedenen Individuen ausgebildet sind, benutzen zwar beide Muskelpforten, aber vom vorderen Teil (Plexus omopteryg. ant.) schließen sich doch nur Fasern von b dem hinteren Teil an, vom hinteren nur Fasern von c und 4 dem vorderen (Taf. X, Fig. 2). Von den übrigen Flossennerven gehen die vorderen (z—a) also nur durch die rostrale, die hinteren (5—11) nur durch die caudale Muskelpforte. In diesem Befund ist die ursprüngliche Zusammensetzung des Plexus aus zwei Teilen (einem Plexus omopteryg. ant. und post.) noch erkennbar.

Die Verbindung des Plexus brachialis mit dem Plexus cervicalis ist bei Ceratodus eine sehr lockere. Nur darin besteht sie, daß z der Brustflosse ein feines Aestchen mitteilt (Taf. IX, Fig. 1). Sie unterliegt individuellen Schwankungen; denn FÜRBRINGER vermißte sie ganz bei der Mehrzahl der von ihm untersuchten Exemplare und hebt die völlig oder fast ganz durchgeführte Trennung der beiden Geflechte gegenüber der stets vorhandenen Verbindung derselben bei Selachiern, Holocephalen und Ganoiden hervor. Bei allen diesen entsendet stets einer, meistens mehrere Cervicalnerven Aeste zur Brustflosse. „Andererseits kommt in dieser Selbständigkeit beider Plexus bei den Dipnoern eine Entwickelungsrichtung zum Ausdruck, welche sich bei den Amphibien und in höherer Entwickelung bei den Amnioten wiederfindet“ (FÜRBRINGER, 1897, S. 476).

Der Plexus omopterygialis posterior ist ebenso wie der Pl. omopter. anterior ein Beweis für eine Verschiebung der vorderen Gliedmaße, speciell für Verschiebungen, die in rostraler Richtung erfolgt sind. Es ist jedoch zu entscheiden, ob diese Verschiebungen die ganze Extremität in ihrer Totalität, also Schultergürtel und Brustflosse als Ganzes, erlitten hat oder ob Teile der Gliedmaße, also die Brustflossenmuskulatur oder deren Bestandteile, Wanderungen eingegangen sind. In dieser allgemeinen Fassung des Begriffs der Verschiebung wird jetzt die Beweiskraft der Plexusbildungen wohl allgemein zugestanden. Denn die Einwände, welche gegen die von GEGENBAUR und seinen Schülern zuerst und zumeist studierten Nervenplexus und ihre Erklärung durch die Wanderung der Extremitäten erhoben worden sind, laufen darauf hinaus, daß dieselben nur als Beweise für partielle Verschiebungen der Flosse angesehen werden. So hat BALFOUR in dem Plexus anterior der Beckenflosse („Collector“ v. DAVIDOFF's) erblickt, „a remnant of the fin when the pelvic fin had a more elongated form than at present, and accordingly extended further forwards“ (1881, S. 662). Hier wird doch auch angenommen, daß von der angeblich einst größeren Flosse Elemente in die aus ihr entstandene kleinere mit hinübergenommen worden sind. Diese hätten sich somit längs des Rumpfes verschoben. Aehnlich läuft auch die Vorstellung HASWELL's (1883, S. 10) von der Entstehung der Plexus durch nachträgliches Kürzerwerden der Flossenbasis, ferner die damit übereinstimmende Erklärung DOHRN's, „daß die Ansae und Plexus zustande kommen mußten, um die Nervenelemente durch die so sehr verschmälerte Basis der Extremität doch in die Flossen-

muskulatur gelangen zu lassen" (1884, S. 189), und die auch von Rabl vertretene „Ablösung der Flosse" vom Rumpfe darauf hinaus, daß Verschiebungen in der Flossenbasis stattfinden. Für die von Mollier herangezogene „Konzentration" giebt der Autor selbst zu, daß dieselbe mit solchen verknüpft sei (1892, S. 50), und auch Wiedersheim stimmt einer Verschiebung bei (1892, S. 42).

Die Meinungen gehen jedoch sofort auseinander, wenn es sich darum handelt, zu sagen, was sich verschiebt. Auf diese Frage hat sich daher die Beweisführung auch bei der durch den Plexus omopterygialis posterior bezeugten Verschiebung zu konzentrieren.

Diejenigen Aeste der vordersten Spinalnerven und auch des letzten occipito-spinalen Nerven, welche die Muskulatur der Rumpfwand versorgen, sind bei Ceratodus zu außerordentlich dichten und eng verwobenen Nervengeflechten verbunden (Taf. IX, Fig. 1). Es sind an ihnen sowohl die Aeste der Intercostalnerven als auch diejenigen der Cervicalnerven beteiligt. Aber eine Grenze ist nicht erkennbar. Stellenweise sind die Geflechte so dicht, daß dicke Nervenknoten (Chiasmata) durch die große Zahl der sich an einem Punkt kreuzenden und umeinander schlingenden Nervenästchen gebildet werden (siehe auf der Figur zwischen Nerv c und 4). Von diesem Plexus wird auch der Musc. coraco-cleido-hyoideus versorgt. Derselbe dehnt, wie Fürbringer angiebt (S. 478), seinen Ursprung caudalwärts h i n t e r den Schultergürtel aus, besonders auf den Herzbeutel, der bei Ceratodus zum größten Teil metacoracoidal gelegen ist. Das muskulöse Diaphragma (Musc. diaphragmaticus pericardii), welches den Herzbeutel nach unten abschließt und welches bis zum zweiten Intercostalraum caudal sich erstreckt, wird gebildet aus einer Verschmelzung pro- und metazonaler Muskulatur, wie die Innervation durch den oben erwähnten Plexus erkennen läßt (Taf. IX, Fig. 1). Weiter lateral und ventral, am Schultergürtel selbst, ist die Grenze zwischen M. rectus und M. coraco-cleido-hyoideus dagegen noch erkennbar. Eingehender möchte ich die Rumpfmuskulatur in dieser Zone bei einer späteren Gelegenheit behandeln. So viel ist jedoch schon aus diesen Angaben zu entnehmen, daß bei Ceratodus die Verschmelzung meta- und prozonaler Elemente h i n t e r dem Schultergürtel stattfindet, während bei Selachiern dieselbe, wenn überhaupt vorhanden (vergl. die Verbindung von Hautästen der metazonalen Intercostalnerven mit dem prozonalen Plexus S. 296) v o r dem Schultergürtel liegt.

Diese Thatsache und das Vorhandensein aller Anzeichen für tiefgreifende Umbildungsprozesse und Umwälzungen der vorderen

Rumpfwand in der Umgebung des Schultergürtels (Plexusbildungen der Aeste des M. obl. int., Taf. IX, Fig. 1) bezeugen, daß die ganze Extremität eine Wanderung erlitten, daß also der Schultergürtel einst weiter caudal gelegen hat. Es bleibt zu untersuchen, von welcher Stelle diese Wanderung ausging, ob der Schultergürtel den ganzen vom Plexus omopterygialis posterior angezeigten Weg einst zurücklegte und ursprünglich im 10. oder 11. Metamer sich befand, oder ob nicht andere Verschiebungen mit denen des Schultergürtels sich kombiniert haben, welche wenigstens einen Teil jenes Plexus genetisch erklären[1]).

Die Embryologie zeigt uns die Brustflosse der Selachier bei ihrem ersten Entstehen in breiterem Verband mit dem Rumpf, als der ist, welchen sie im ausgebildeten Zustand besitzt. Die erwähnten Arbeiten von Balfour, Dohrn, Rabl, Wiedersheim und Mollier haben darin zu einem übereinstimmenden Resultat geführt. Die Deutung dieses breiten Verbandes als einer palingenetischen Thatsache, in welcher diese Autoren gleichfalls, von unbedeutenden Meinungsdifferenzen abgesehen, einig sind, ist dagegen von Gegenbaur (1895, S. 138) als nicht stichhaltig erklärt und durch eine andere ersetzt worden, welche in der frühen, ausgedehnten Verbindung eine Anpassung an bestimmte embryonale Entwickelungsvorgänge, einen cänogenetischen Prozeß erblickt. Es sollen die Muskelknospen der Myotome infolge ihrer ontogenetisch gleichzeitigen Ablösung und Einwanderung in die Flossenanlage eine breite Verbindung benötigen, welche phylogenetisch nie existierte, da die Umbildung der Flossenmuskulatur allmählich von Metamer zu Metamer fortschritt und nie mehrere Myotome gleichzeitig ergriff.

Aus dem embryologischen Befund wird von der einen Seite auf die einstmalige größere Ausdehnung der Flossenbasis aller Bestandteile der Extremität, speciell des Skeletts und der Muskulatur, von der anderen Seite trotz dieses Befundes auf eine

---

1) Für die Schlußfolgerungen, die ich weiter oben aus der Lage der Arteria zonalis zu den Spinalnerven zu ziehen suchte, ist es nicht ohne Wichtigkeit, daß auch bei Ceratodus dieses Gefäß durch zwei Nerven vom Schultergürtel getrennt ist (z, a). Außerdem aber ist bemerkenswert, daß die Arterie auf der Strecke vom Ursprung aus der Aorta bis zum Rand des Schultergürtels bei Ceratodus nicht von vorn nach hinten, wie bei den Selachiern, sondern ein wenig von hinten (zwischen c und 4) nach vorn verläuft, auch darin die ursprünglich caudalere Lage der Extremität bezeugend (Fig. 1, Taf. IX).

größere Ausdehnung weder des Skelettes noch der Muskulatur geschlossen. Eine dritte Ansicht könnte in ihm den Ueberrest der ursprünglich größeren basalen Ausdehnung eines Bestandteiles der Extremität erblicken. Eine Entscheidung ist nur möglich nach Kenntnisnahme der metamerischen Struktur der Flossenmuskulatur und ihrer Beziehungen zum Gliedmaßenskelett. Eine detaillierte Schilderung würde den Rahmen dieser Arbeit weit überschreiten. Ich begnüge mich deshalb mit einer kurzen Mitteilung der hauptsächlichen Resultate meiner einschlägigen Untersuchungen.

Wie ich schon bei einer früheren Gelegenheit (1892, S. 22, 23) nachgewiesen habe, werden die einzelnen Bestandteile der Flossenmuskeln nicht nur von Aesten eines und desselben Spinalnerven versorgt. Diese Bestandteile, welche bei Squaliden in ihrer Lage ungefähr mit den Radien des Knorpelskelettes sich decken[1]) und welche deshalb Musculi radiales heißen mögen, sind vielmehr an ihrer Basis von mehr rostral, gegen ihr Ende hin von immer mehr caudal liegenden serialen Nerven versorgt. Es gilt eben für Selachier das allgemeine, insbesondere von Fürbringer formulierte Gesetz, daß die Extremitätenmuskeln der Wirbeltiere polymetamer sind und ihre Zugehörigkeit zu den Metameren des Körpers in schräger Richtung von vorn-proximal nach hinten-distal sich erstreckt (1888, S. 980). Die Musculi radiales bei Acanthias werden von 3—4 aufeinander folgenden Metameren gebildet. Man kann dies im einzelnen von Fig. 2, Taf. XII, ablesen, in welcher ich die äußere (dermale) Fläche des Senkmuskels der Acanthiasbrustflosse mit den radialen Muskeln gezeichnet habe. Die ausgezogenen Konturen und die Buchstabenbezeichnung sind gerade so wie in Fig. 1 bei der Ansicht der innneren (chondralen) Fläche des Senkmuskels gewählt. Die punktierten Linien umgrenzen die metameren Bezirke, und die in sie eingetragene Ziffer giebt an, zu welchem Metamer jede Region gehört. Diese Linien sind so gewonnen, daß in die Originalzeichnung an jede Stelle, wo Nervenästchen in die Muskulatur eintreten, die betreffende seriale Nummer des Nerven gesetzt wurde. Gleichnumerierte Stellen wurden dann durch die punktierten Linien

---

1) Die Abweichungen sind aus Fig. 1, Taf. XII, ersichtlich, in welcher die Knorpelradien durch gestrichelte, die Muskeln durch ausgezogene Linien wiedergegeben und erstere mit lateinischen Ziffern, letztere mit griechischen Buchstaben bezeichnet sind.

umgeben. Die Ziffern waren so zahlreich, daß sie bei der Reproduktion nicht wiedergegeben werden konnten, ohne die Uebersichtlichkeit des Bildes zu gefährden. In Fig. 1, Taf. XII, sind dieselben jedoch beibehalten. Man erkennt in der wiederhergestellten metameren Struktur der Fig. 2 die ursprüngliche Anordnung der Muskulatur, welche bestand, ehe die Musculi radiales in Anpassung an die Knorpelradien der Flosse sich ausbildeten In den jüngeren Teilen der Flosse, über dem lateralen Teil des Mesopterygiums, ist die den Radien entsprechende Anordnung schon erreicht. Je mehr man aber dem medialen (metapterygialen) Rand zuschreitet, der Achse des GEGENBAUR'schen Archipterygiums, um so mehr weicht die Richtung der metameren Muskelzonen vom Radienverlauf ab, um schließlich senkrecht (12. Metamer) oder in nach hinten offenem Winkel zu demselben (13. und 14. Metamer) zu verlaufen. An der inneren (chondralen) Fläche des Muskels (Fig. 1, Taf. XII) hat der direkte Verband mit dem Knorpel, welcher durch teilweise Ueberwanderung der Ursprünge der Musculi radiales auf denselben erzielt wird, die Umlagerung der Muskulatur fixiert, und die ursprünglicheren Verhältnisse der Außenfläche sind nicht so rein erhalten. Immerhin ergiebt auch hier die Rekonstruktion der ursprünglichen metameren Bezirke im Vergleich mit der jetzigen Anordnung ein ähnliches Resultat. Dasselbe gilt für den ganzen distalen Teil der Flossenmuskulatur, da er enge Beziehungen zum Gliedmaßenskelett durch seine Ursprünge an demselben besitzt. Ich habe deshalb in Fig. 2 seine metamere Einteilung nicht eingezeichnet. Sie ist aus Fig. 1 erkennbar.

Es sind die Flossenmuskeln der Squaliden, nach diesem Befund bei Acanthias und ähnlichen bei Hexanchus, Laemargus, Scymnus und Odontaspis zu urteilen, durch eine Wanderung ihrer proximalen Teile von hinten nach vorn s e k u n d ä r erst in Beziehungen zum Flossenskelett gelangt und haben in dem Maß, als sie immer mehr ihre U r s p r ü n g e auf dieses verlegten, die Lage und Richtung der Teile desselben, der Knorpelradien, angenommen. Für die außerordentlich intensiven Umlagerungs-, Verschmelzungs- und Trennungsprozesse, welche in der Muskulatur damit Hand in Hand gegangen sind, zeugen die äußerst dicht verwebten d i s t a l e n Plexusverbindungen der sie versorgenden Rami pterygiales außerhalb (Taf. XIII, Fig. 3) und innerhalb der Muskulatur selbst, über welche ich bald an anderer Stelle ausführlich hoffe berichten zu können und die ich früher schon (1892, S. 22—25), zwar kurz und unvollständig, beschrieben habe.

Die Insertionen der Flossenmuskulatur haben die alte Unabhängigkeit vom Knorpelskelett am reinsten bewahrt. Auch hier bestätigt sich die so häufig geltende Regel der Konstanz der Insertion des Muskels gegenüber der Inkonstanz und Anpassungsfähigkeit des Ursprungs (vergl. Fürbringer, 1888, S. 959). Denn wie bei der Beckenflosse schon v. Davidoff nachgewiesen hat (1879, S. 457—458), sind auch bei der Brustflosse (Ausnahmen von nachweislich prospektivem Charakter abgerechnet) die Insertionen auf die Hornfäden, auf das Hautskelett, beschränkt. Der Knorpel dient im allgemeinen nur zum Ursprung der Muskulatur, nicht zur Insertion und hat eine ganz andere mechanische Stützfunktion, als das Extremitätenskelett höherer Wirbeltiere.

Die Brustflosse der Haie ist also in ihrer Basis „konzentriert", d. h. ihre Muskulatur besaß einst Ursprünge, welche über den Ort, an welchem die Achselhöhle der jetzigen Squaliden liegt, hinaus nach hinten sich ausdehnten, in medio-lateralem oder schrägem Verlauf (von innen-hinten nach außen-vorn) zur Flosse sich begaben und zunächst nur an den Hornfäden der Flosse Insertionen besaßen.

Nichts wäre verfehlter, als aus dieser primitiven Richtung der metameren Muskelfascikel auf eine gleiche der Knorpelradien zu schließen und in unserem Falle einen Weg der Schlußfolgerung zu beschreiten, wie ihn Bolk in einer Reihe von Arbeiten für die Rekonstruktion des Gliedmaßenskeletts des Menschen neuerdings betreten hat (Bestimmung der metameren Sklerozonen nach der Muskelinnervation, 1894, 1895)[1]. „Der wandernde Muskel ist omniserent", dieser Satz Fürbringer's (1888, S. 958), von ihm selbst und anderen Autoren durch eine Unzahl von Beispielen belegt, besagt, daß der Muskel „keine durch die einzelnen Skelettstücke gegebenen Grenzen" respektiert. Ganz allgemein läßt also die Anordnung der Muskulatur auf diejenige des Skeletts nicht den geringsten Schluß zu. Bei der Brustflosse der Haie fände aber ein solcher Schluß noch seine specielle Widerlegung. Entwickelungsgeschichtlich legt sich, wie angegeben wird (Rabl, 1893, S. 127; Mollier, 1897, S. 33), das Skelett von vornherein in solcher Lage zwischen den Muskelknospen der Myotome an, wie sie der ausgebildete Zustand besitzt, d. h. die Knorpelradien liegen

1) Bolk würde, wenn ich seine Ausführungen auf S. 397, 1895, richtig verstehe, selbst einer solchen Konsequenz seiner Auffassungen widerstreben.

zwischen dorsalen und ventralen Knospen [1]). Zu dieser Zeit sind aber die Knospen schon nicht mehr einheitliche Abkömmlinge eines einzigen Metamers (haploneur). Nach Mollier (1893, S. 28, Taf. III, IV, Fig. 13, 14, 15) tritt vielmehr in demselben Stadium (Torpedo), bei welchem die erste Anlage des Knorpelskelettes (Basipterygium) sichtbar wird und von Knorpelradien keine Spur gebildet ist, bereits die Umwandlung der Muskelknospen in polyneure Muskeln durch Verschmelzung und Austausch embryonaler Zellen ein. Selbst in der Ontogenese der hochstehenden Rochen wird die zeitliche Folge von Auflösung der primitiven und Neubildung kompliziert strukturierter Muskelverbände an die Beziehung zum Skelett geknüpft. Was in der Phylogenese ein notwendiger Kausalnexus war — Umwandlung der Muskulatur als Mittel zur Besitzergreifung der Knorpelradien — wird in der Ontogenese in derselben Reihenfolge wiederholt — Umwandlung der Muskelknospen und folgende Entstehung der Knorpelradien. Die Ontogenese ist abgekürzt, indem das Stadium der völligen Inkongruenz zwischen Muskulatur und Knorpelradien durch die verspätete Anlage letzterer und des Skeletts überhaupt, wie es scheint [1]), gänzlich übersprungen wird.

Die allmähliche, caudo-rostral fortschreitende Ablösung der Flossenbasis vom Rumpf, welche nur die Muskulatur, infolge der beschriebenen Aberration der Ursprünge derselben, nicht das Knorpelskelett betroffen hat, ist natürlich nichts Anderes als eine Verschiebung des hinteren Flossenrandes gegenüber der Rumpfwand, an welcher die Rami pterygiales sich beteiligen müssen, während die zugehörigen Intercostalnerven unberührt bleiben. Es fragt sich, ob nicht Spuren dieser Verschiebung an den betreffenden Nervenstämmen nachweisbar sind.

Ich will zunächst alle Nervenbefunde mitteilen, soweit ich sie nicht schon erwähnt habe (Plexus omopterygialis posterior), welche ganz allgemein für Verschiebungen am caudalen Rand der Brustflosse sprechen. Nachher wird es nötig sein, dieselben auf ihre Beweiskraft für die Richtung der Verschiebung (caudal oder cranial) und das Objekt derselben (ganze Extremität oder Teile derselben) zu sichten.

---

1) Ich halte in diesem Punkt weitere embryologische Untersuchungen für sehr notwendig, da, wie erwähnt und aus Fig 1, Taf. XII ersichtlich, im ausgebildeten Zustand die Uebereinstimmung der Lage zwischen Knorpelradien und Musc. radiales keineswegs eine vollkommene ist.

Besondere Beachtung erfordert in dieser Richtung der letzte Brustflossennerv bei den untersuchten Haien. Während der Hauptstamm desselben, der R. intercostalis, descendent von vorn-oben nach hinten-unten zwischen der derben Fascie und dem M. obliquus int. verläuft, biegt der R. pteryg. comm. bei allen Selachiern und bei Chimaera rostralwärts ab. Er tritt in die Bauchmuskulatur bei Rochen schon nach kurzem Verlauf, bei Squaliden manchmal erst in der Nähe des rostral folgenden Ramus intercostalis, bei Chimaera sogar mit Ueberkreuzung desselben zwischen ihm und dem zweitnächsten R. intercost. ein (Taf. X, Fig. 4).

Die Austrittsstelle aus der Bauchmuskulatur liegt verschieden weit hinter, caudal von der Brustflosse. Wenn ich die hintere Umschlagsstelle der Haut vom Rumpf zur Flosse wie bisher als Achselhöhle bezeichne, so ist z. B. bei sämtlichen Rochen und bei Acanthias die Austrittsöffnung des Muskelkanals noch innerhalb der Achselhöhle gelegen, bei Hexanchus, Spinax, Laemargus dicht hinter derselben, bei Heptanchus in ziemlicher, bei Chimaera, Scymnus, Odontaspis und Rhina (Taf. XII, Fig. 6) in beträchtlicher Entfernung, so daß der Ramus pterygialis des letzten und manchmal auch vorletzten Nerven eine Strecke lang unter der Haut verläuft, ehe er die Achselhöhle erreicht.

Bei Spinaxembryonen habe ich das Lageverhältnis der Austrittsstelle des R. pterygialis aus der Bauchmuskulatur zur Brustflosse dadurch festzustellen gesucht, daß ich die Entfernung maß, in welcher sie h i n t e r der Teilung des Nerven in R. pteryg. sup. und inf. liegt. Letztere, die „Nervengabel“ (Wiedersheim), befindet sich unmittelbar am Basipterygium.

Ich wähle Nerv 9 und finde folgende Abstände:

Embryo	b, r:	240 μ
„	d, l:	130 „
„	d, r:	70 „
„	e, r:	60 „

Diese ontogenetische Reihe läßt die Wahl offen zwischen einer mit zunehmendem Alter successiv fortschreitenden Verschiebung der Nervengabel nach hinten oder der Rumpfmyotome nach vorn.

Auch die Ausbildung des letzten Nerven unterliegt Schwankungen. Kurz habe ich schon auf S. 300 darauf hingewiesen.

Bei Squaliden sind mit Ausnahme von Scymnus immer R. pteryg. sup. und inf. vorhanden. Doch ist der R. pteryg. communis verschieden dick. Als sehr feines Aestchen fand ich ihn

bei Heptanchus, Hexanchus (bei Exemplar A war er nicht sicher bis zur Flosse zu verfolgen), Odontaspis und ebenso den R. inf. bei Scymnus; als stärkeren Ast, der aber immer dem nächst vorhergehenden an Dicke nachsteht, bei Spinax, Acanthias, Laemargus, Scymnus, Rhina und Chimaera.

Die Rochen stimmen zum Teil mit den letzterwähnten Squaliden überein. Nur Rhinobatus hat einen sehr feinen letzten R. pteryg., der ausschließlich dem R. sup. anderer Haie homodynam ist, da er nur den Hebemuskel der Flosse versorgt (Taf. XIV, Fig. 5). Bei Pristis ist der R. pteryg. inf. nur halb so dick als der R. pteryg. sup.; bei Raja fullonica besteht ein wohl entwickelter R. sup., der sich mit mehreren Aesten in den Muskel senkt, während der R. inf. durch ein sehr feines Nervenfädchen repräsentiert wird, welches sich dem R. inf. des vorhergehenden Nerven anschließt (Taf. XIV, Fig. 2); bei Raja vomer (Taf. XIII, Fig. 3) endlich fehlt der R. inf. des letzten Nerven, und nur der R. sup. ist vorhanden. Bei Myliobatis ist der letzte Nerv nur einem R. inf. homodynam (Taf. XVI, Fig. 6).

Direkte Verschiebungen in der serialen Zahl des letzten Brustflossennerven beobachtete ich beim Vergleich verschiedener ausgewachsener Individuen derselben Species nicht. Dagegen besitzen Acanthias und Spinax beim ersten, Heptanchus und Chimaera (Taf. X, Fig. 4) bei den zwei ersten interpterygialen Nerven Hautäste, welche im Niveau des letzten R. pteryg. comm. durch die Rumpfmuskulatur hindurchtreten und sich bis zur Bauchmittellinie unter der Haut verzweigen ganz so wie die Rr. cutanei der Rr. pteryg. der vorhergehenden Nerven. Bei Spinax entsendet dieser Nerv regelmäßig Aeste zum letzten Ramus cutaneus der Brustflosse, welche sich mit diesen verbinden und die Haut der Achselhöhle versorgen. Bei Spinax-Embryonen verschiedener Größe waren jedoch Schwankungen in der serialen Zahl des letzten Ramus pterygialis zu beobachten. Selbst das jüngste Stadium, von dem ich ausging, hatte sämtliche Muskelknospen abgeworfen, und die Urwirbel erstreckten sich mit ihrer ventralen Kante weit in den Bauchbereich unter die Basis der Flossenanlage hinab. Es traten in die Flossenanlage an hinterster Stelle ein:

bei Embryo	a	Aeste vom	7., vielleicht auch 8. u. 9. Sp. N.
„ „	b, r und l	„ „	9. Sp. Nerv
„ „	d, r „ l	„ „	9. „
„ „	e, r	„ „	10. „
„ „	f, r „ l	„ „	10. „

Bei Embryo a waren die Aeste von 8 und 9 so dünn, daß ich sie mit Sicherheit nicht verfolgen konnte. R. intercostalis 10 besitzt bei a, b und d einen zwischen den Myotomen medio-lateral durchtretenden Nervenast, gerade so wie alle vorhergehenden Nerven (den folgenden fehlt ein solcher), welcher wie bei diesen an der Außenseite des Myotoms bis an dessen unterste Kante verläuft. Er entspricht dem Ramus cutaneus des ausgebildeten Tieres. Während von diesem Ast bei älteren Embryonen ein sehr deutlicher R. pteryg. zur Flosse sich abzweigt, fehlt dieser bei den jüngeren. Im Niveau der Flossenbasis, welche kurz vor der Austrittsstelle dieses Nerven endet, liegt manchmal (ich sah es bei b, r und l) zwischen Myotom und Ektoderm im Mesoderm eine kleine Anhäufung größerer Zellen, welche sich auf dem Querschnitt radiär zu einer Rosette gruppieren. Ich halte sie für den Rest einer Extremitätenmuskelknospe (Abortivknospe, Dohrn). Der R. cutaneus 10 läuft dicht an derselben vorbei. Verbindungen desselben mit der Knospe waren nicht sichtbar.

Um die höchst wechselnden Befunde bei den letzten Flossennerven an erwachsenen und sich entwickelnden Tieren zu deuten, beginne ich mit den Ergebnissen der embryologischen Untersuchung, welche eine Verschiebung der Extremität nach hinten zu befürworten scheinen. Nerven, die bei jüngeren Embryonen hinter der Flossenanlage gelegen sind und anscheinend keine Aeste in sie entsenden, rücken später in die Flossenanlage hinein und weisen dann Aeste zu Flossenmuskeln auf (Nerv 10 bei Spinax). Daß dieser Vorgang allgemein verbreitet ist, kann man aus den Angaben der embryologischen Litteratur schließen. Rabl zählt in der Acanthiasbrustflosse (in entsprechenden Stadien) 21 Muskelknospen (1892, S. 130); die Muskulatur der ausgebildeten Flosse (13 Nerven) läßt 26 Knospen erwarten. Es fehlen also in diesem Stadium noch Muskeln, die 5 Knospen entsprechen, d. h. ungefähr 2 Nerven. Mollier's Angaben über Torpedo, Stadium C (1893, S. 48, 52) entnehme ich, daß 25 Nerven (3.—28.)[1]) die Brustflossenanlage versorgen. Beim ausgewachsenen Tier sind es 27 in meinem Exemplar (event. noch 2 mehr nach Fürbringer's Befunden), und der letzte omopterygiale s. brachiale Nerv ist der 30.

Diese Befunde wiegen aber nicht schwer für die Entscheidung vorliegender Fragen. Es ist kaum anzunehmen, daß die ursprüng-

1) Ich stütze mich bei dieser serialen Bezeichnung auf seine Angaben auf S. 152.

lich nach den Angaben der Autoren in cranio-caudaler Richtung weit ausgedehnte, nachher sich einengende und ablösende Flossenanlage zum zweiten Mal in der Ontogenie nach hinten sich verschiebt. Befunde am Schultergürtel derselben und älterer Embryonalstadien (Spinax) reden im Gegenteil mehr einer Vorwanderung das Wort. Ich glaube daher, die embryonalen Befunde, wenigstens bei Squaliden, auf eine Vorwanderung der Rumpfmyotome[1]) beziehen zu können, welche in der Reduktion der vordersten beiden im Kopfbereich liegenden (durch HOFFMANN auch für Acanthias nachgewiesen) ihre Erklärung finden dürfte. Dasselbe gilt von dem über die Nervengabeln Gesagten. Genauere, namentlich auch auf ältere Stadien ausgedehnte embryologische Untersuchungen werden hier noch manche Aufklärung bringen und die bisherigen Ergebnisse für unser Verständnis in besseren Einklang mit den Einrichtungen ausgewachsener Tiere setzen können. Auf Torpedo komme ich bei der Beckenflosse noch zu sprechen.

Die Befunde an ausgewachsenen Tieren sind anscheinend vieldeutig. Daß Hautäste von metapterygialen Nerven an die Flosse gehen (Spinax), braucht nicht als Kennzeichen retrograder Umbildung verstanden zu werden, wie ähnliche Bildungen höherer Wirbeltiere beweisen, z. B. der Nervus intercosto-humeralis des Menschen am Hinterrand der vorderen oder die Nn. ileo-hypogastricus, ileo-inguinalis etc. am Vorderrand der hinteren Extremität, welche alle nach der Richtung hin liegen, in welcher die Gliedmaße wandert.

Ganz allgemein läßt sich also ein Schluß auf die Richtung der Verschiebung aus ihrem Vorkommen nicht ziehen. Dasselbe gilt von dem rostral gerichteten Verlauf der Flossennerven an der Stelle, wo sie die Intercostalnerven verlassen, von der geringen Dicke der letzten Flossennerven und von der oft weit hinter der Achselhöhle befindlichen Durchtrittsstelle derselben durch die Bauchwand. Ganz ähnliche Verhältnisse haben wir am vorderen Rand der Brustflosse der Rochen kennen gelernt, an der Seite also, nach welcher die Umwandlung im Fortschreiten begriffen ist.

Trotzdem werden diese Befunde nicht unfruchtbar sein, wenn wir nur die Verwandtschaftsverhältnisse der Fische berücksichtigen

---

1) Vergl. dazu auch MOLLIER's Ausführungen, die ich bereits (auf S. 282) erwähnte.

und den Vergleich nahe verwandter Formen zu Rate ziehen. Ich wähle die Spinaciden als die mir am genauesten bekannte Familie.

Bei Spinax wird die Muskulatur der Brustflosse von Aesten des 1.—10. Spinalnerven versorgt. Die Haut desselben (Achselhöhle) erhält noch Aeste des 11.

Bei Centrina verlaufen ebenfalls Aeste des 1.—10. Nerven zur Brustflossenmuskulatur. Aber dem 10. Ramus pterygialis sind noch Elemente des 11.—14. Metamers einverleibt, die sich als feiner Plexus intraabdominal ihm anschließen.

Bei Scymnus umfaßt der motorische Innervationsbezirk den 2.—12. Nerven. Ein minimales Aestchen vom 13. erreicht subcutan den Ramus inferior von Nerv 12 und versorgt mit ihm den Senkmuskel der Flosse.

Bei Acanthias besorgen Aeste des 3.—14. Spinalnerven die Innervation der Brustflossenmuskulatur.

Die Verschiebung ist eine ganz allmähliche und durch Uebergänge vermittelte. Eine Wanderung der ganzen Vordergliedmaße nach hinten kann nicht ihre Ursache sein. Denn der Schultergürtel von Spinax (und Acanthias) ist im Gegenteil cranial verschoben. Es könnte jedoch die rostrale Wanderung der ganzen Extremität durch eine caudale Vergrößerung nur der Brustflosse überkompensirt worden sein. Die Größenverhältnisse der Brustflosse bei den genannten Spinaciden widerlegen diese Meinung. Eine ungefähre Vorstellung der relativen Größe giebt die Anzahl der Radien und ihre Verteilung auf die Basalia der Flosse. Sie beträgt bei denselben Individuen, deren Innervation untersucht wurde:

Laterale Knorpelradien des	Acanthias (3.—14. Nerv)	Centrina (1.—10. [—14.] Nerv)	Scymnus (2.—12. [—13.] Nerv)	Laemargus (3.—12. Nerv)	Spinax (1.—10. Nerv)	Spinax (skelettiertes Exemplar)
Metapteryg.	12	9	—	9	9	6
Mesopteryg.	10	6	—	8	7	6
Propteryg.	0	0	—	0	0	1
Gesamtzahl	22	15	16 [1])	17	16	13

1) Die 16 Radien sitzen am sogen. Metapterygium, das ich aber nicht für eine primäre Bildung zu halten geneigt bin (siehe S. 287).

Die medialen Radien blieben als rudimentäre und funktionell jedenfalls unwichtige Gebilde außer Betracht. Es beweisen die lateralen Radien und zwar für den vorliegenden Fall besonders die des Metapterygiums, daß mit der Verschiebung der Gliedmaße nach vorn zugleich eine Verkleinerung nicht nur der ganzen Brustflosse, sondern speciell auch ihres caudalen Teiles verbunden ist.

Die Umbildung im cranialen Innervationsbereich (bei Acanthias und Laemargus vom 3., bei Scymnus vom 2., bei Centrina und Spinax vom 1. Spinalnerven ein Aestchen) ist, da entsprechende Veränderungen der Flosse selbst fehlen, auf eine Verschiebung der ganzen Gliedmaße nach vorn zurückzuführen. Zur Erklärung der Abänderungen im hintersten metazonalen Gebiet könnte man denken an:

1) die craniale Verschiebung der ganzen Gliedmaße,
2) die gleich gerichtete Ursprungsaberration der Flossenmuskulatur (Ablösung der Flossenbasis am caudalen Rand),
3) partielle Einschmelzung des Knorpelskeletts und damit verbundenen Schwund von Bestandteilen der Flossenmuskulatur.

Der letzte Punkt erledigt sich durch den Vergleich der absoluten Anzahl der am Aufbau der Brustflossenmuskulatur beteiligten Metameren mit der Größe des Skelettes. Erstere beträgt bei Centrina 14, bei Scymnus 12, bei Acanthias 11, bei Spinax und Laemargus 10, ist also durchaus nicht kongruent der Verringerung der Radienzahl. Die Muskulatur der Brustflosse ist bei den schwächer entwickelten Gliedmaßen wohl weniger massig, doch erleiden die Metameren gleichmäßig eine Einbuße an Material. Nur wenn einzelne fast ganz oder ganz ausgeschaltet würden, könnten die Umbildungen im hinteren Innervationsbereich (Plex. omopteryg. post. etc.) mit der Verkleinerung der Flosse in genetischen Zusammenhang gebracht werden.

Die Ursprungsaberration der Muskulatur, welche die Besitzergreifung des Knorpelskelettes ermöglichte, ist in ihrer Einwirkung auf caudale Reduktionsvorgänge von dem Einfluß der cranialen Wanderung der ganzen Gliedmaße nicht sicher zu unterscheiden, solange nicht genaue Daten über die Verschiebungen der Ursprünge der Radialmuskeln gegenüber den Basalien der Flosse, namentlich auf Grund des Studiums ihrer Innervation, vorliegen. Hier fehlt mir zur Zeit noch ein genügendes, vergleichbares Material. Doch es ist für diese Momente eine mutmaßliche

Schätzung möglich. Wenn man sieht, daß bei Centrina und Spinax im Vergleich zu Acanthias die seriale Zahl der Hauptnervenstämme am caudalen Ende der Flosse fast in gleichem Tempo abnimmt (14.—10.), als sie am vorderen Ende zunimmt (3.—1.), und weiß, daß die Zunahme bei letzterem nur auf die Vorwanderung der Gliedmaße bezogen werden kann, so wird man auch den größten Teil der Verschiebung bei ersterer auf das Konto desselben Prozesses setzen und nur für einen geringen die Ursprungsaberration der Flossenmuskeln verantwortlich machen können. Ich halte deshalb den Plexus omopterygialis posterior der Centrinabrustflosse seiner verhältnismäßig großen Ausdehnung wegen (5 metamere Nerven) zum größeren Teil für einen Zeugen der Vorwanderung der Gliedmaße. Der subcutane Verlauf des letzten R. pteryg. bei Scymnus und der postbrachiale Hautast der Achselhöhle bei Spinax dagegen reichen zu wenig weit caudal, um nicht auch auf Muskelwanderungen bezogen werden zu können. Dasselbe gilt von der manchmal verminderten Stärke des letzten metazonalen Brustflossennerven, seiner unvollkommenen Ausbildung (Scymnus) und der regelmäßigen Ablösung desselben am rostralen Rand seines Mutternerven.

Bei Ceratodus war als eine Ursache der Bildung seines Plexus omopterygialis posterior die Vorwanderung der Vordergliedmaße nachgewiesen worden. Als eine zweite würde eine rostral gerichtete Ursprungsaberration der Muskulatur in Betracht kommen können, falls eine solche auch bei ihm stattgefunden hat. Der Nachweis durch die Untersuchung der Innervationsverhältnisse der Flosse selbst steht hier noch aus. Wahrscheinlich ist aber auch bei Ceratodus die Basis der Brustflosse einmal in breiterem Verband mit dem Rumpf gewesen als jetzt beim ausgebildeten Tier. Dafür spricht die noch erkennbare ursprüngliche Trennung der Plexus omopterygialis anterior und posterior vor ihrer jetzigen Verschmelzung, es spricht auch dafür das gelegentliche Vorkommen von Radienrudimenten am Basalglied der knorpeligen Stammreihe des Skelettes (Günther, 1872, v. Davidoff, 1883, Howes, 1887).

Einen großen Einfluß möchte ich jedoch ebensowenig hier wie bei Centrina den Muskelaberrationen bei der Entstehung des Plexus omopterygialis post. einräumen. Die rudimentären medialen Knorpelradien der Squaliden-Brustflossen sind für mich unwiderlegte Zeugen eines biserialen Vorläufers ihres Flossenskelettes. Hat bei ihnen der caudale Rand trotz der größeren Einbuße an Skelettmaterial, als sie bei Ceratodus sich findet, keine so beträchtlichen

Muskelverschiebungen erlitten, daß größere Plexusbildungen auf sie zurückgeführt werden könnten, so kann ich nicht einsehen, warum dies bei Ceratodus geschehen soll. Hält man den Plexus omopterygialis posterior des letzteren wie den von Centrina wesentlich für einen Zeugen der cranialen Verschiebung der ganzen Extremität, so folgt daraus, daß der Schultergürtel einmal im 8.—10. Metamer gelegen hat. Es mag daran erinnert werden, daß für Chimaera ebenfalls das 10. Metamer für die Lage desselben, aber auf ganz anderem Wege eruiert wurde.

Es ist hier noch nicht der Ort, eine zusammenfassende Darstellung der Innervation der Vordergliedmaße und der Deutung der Befunde für die Verschiebung der ganzen Extremität und ihrer Teile zu geben. Aus dem folgenden Abschnitt, in welchem ich die Nerven der Beckenflosse behandle und in welchen ich die interpterygialen Nerven aus später zu entwickelnden Gründen aufnehme, werden sich auch für die ursprüngliche Lage der Brustflosse noch Momente gewinnen lassen, die zu einer Zusammenfassung der Resultate nicht entbehrlich sind.

II. Die Nerven der Bauchflosse.

Die Innervation der hinteren Gliedmaßen der Fische, insbesondere der Squaliden, Holocephalen, Ganoiden, Teleostier und des Ceratodus, hat eine eingehende Darstellung in den Arbeiten v. Davidoff's gefunden. Ich beabsichtigte anfangs nur die Batoiden, über welche bei ausgewachsenen Tieren nur ältere Angaben von Cuvier, eine Abbildung bei Swan und einige Zahlen von E. Zimmermann (citiert bei Mollier, 1893, S. 73) vorliegen, diesem Material einzufügen, sah mich aber später veranlaßt, noch Chimaera, Ceratodus und die Squaliden nachzuuntersuchen, da die verbesserten optischen Hilfsmittel heutzutage gestatten, vollkommenere Resultate zu erhalten, als das früher mit den gebräuchlichen Lupen der Fall gewesen ist.

Die Beckenflosse wird wie die Brustflosse von Rr. pterygiales der Intercostalnerven versorgt, welche sich wie dort regelmäßig in einen R. pter. sup. für den Flossenheber und R. pter. inf. für den Antagonisten, den Senkmuskel, teilen.

Zum Unterschied von der Brustflosse besitzt die Beckenflosse manchmal prozonale Nerven neben dia- und metazonalen. Ich

behandle dieselben, wenn auch nicht streng getrennt, in besonderen Abschnitten. Dazu kommt noch ein Kapitel, welches die an der Flosseninnervation unbeteiligten Spinalnerven (interpterygiale Intercostalnerven) behandelt, mit welchem ich beginne.

1. Interpterygiale Intercostalnerven.

Der Zwischenraum, welcher bei Squaliden zwischen den beiden paarigen Flossen am Rumpf besteht, ist zwischen den Innervationsgebieten bei der in gleicher Größe nicht vorhanden. Dies nachgewiesen und gezeigt zu haben, daß das Ursprungsgebiet der Beckenflossennerven weit rostral gegen die Brustflossen hin sich mittelst eines, N. collector genannten Plexus erstreckt, ist das große Verdienst von v. Davidoff und eines der bemerkenswertesten Resultate, welches die Litteratur über die paarigen Flossen der Fische seit den Arbeiten Gegenbaur's aufzuweisen hat. Ich bezeichne den Raum zwischen den Innervationsgebieten der paarigen Flossen als Interpterygialzone und bemerke ausdrücklich, daß die Entfernung der Flossen voneinander mit demselben nicht übereinstimmt.

Der N. collector s. Plexus lumbalis (Pl. pelicopterygialis anterior) setzt sich wie bei der Vorderflosse aus Rami pterygiales zusammen, deren Ursprungsgebiet weiter rostral als die Flosse liegt. Die Flossennerven ändern deshalb den üblichen queren medio-lateralen oder descendenten Verlauf in einen longitudinalen, legen sich aneinander und verbinden sich zu einem gemeinsamen Längsstamm. Dieser liegt außen und seitlich von einer starken, unter der Innenfascie des Bauchmuskels befindlichen Vene. Diese, die Vena parietalis (Hochstetter; la veine latérale, Robin), entsteht hinter dem Beckengürtel, überquert denselben innen und läuft ungefähr in gleicher, mäßiger Entfernung von der Bauchmittellinie zum Coracoid, wo sie mit anderen Venen ihren Inhalt in die Vena subclavia s. zonalis und den Cuvier'schen Sinus entleert. Der Plexus lumbalis liegt also fast so nahe der Bauchmittellinie wie der Plexus brachialis sich der Wirbelsäule nähert.

v. Davidoff giebt an, daß bei Acanthias der Collector am 31. Spinalnerven begänne. Es wären also zwischen Brust- und Bauchflosse 16 Metameren vorhanden, welche ohne Beziehung zu den Extremitäten ständen. M. Fürbringer (1879, S. 350) berechnet sie zu 20; v. Jhering (1878, S. 57) hat ebenso viele bei Scyllium gefunden. Bei Heptanchus beziffern sie sich nach v. Davidoff's Angaben für die Becken- und nach den meinigen für die Brustflosse auf 14.

Von den übrigen von jenem untersuchten Squaliden ist die caudale Ausdehnung des Innervationsgebietes der Brustflosse leider unbekannt, sodaß ich seine Angaben für den vorliegenden Zweck nicht verwenden kann. Bei Rochen hat Swan, nach seiner Abbildung zu urteilen (1835, Taf. XI), einen Nerven zwischen letztem Brustflossen- und erstem Bauchflossennerven gefunden. Mollier findet bei Torpedo ocellata und E. Zimmermann bei Raja asterias und Trygon pastinacca (beide bei Mollier, 1893, S. 73) keinen freien Nerven zwischen den zu der Brust- und Beckenflosse gehörigen. Bei Chimaera läßt v. Davidoff Elemente vom 22. Nerven als vordersten Ast durch den Beckengürtel laufen, was einem Zwischenbezirk von 6 Nerven oder Metameren entspräche, und schließlich bei Ceratodus ist nach seinen Angaben wahrscheinlich der 19. Nerv derjenige, bis zu welchem die Regio interpterygialis zu rechnen ist, die sich danach auf 12 Metameren bezifferte. Bei Embryonen schließlich hat Mollier (1893, S. 72) gefunden, daß bei Torpedo kein Myomer an der Muskularisierung der Flossen unbeteiligt sei. In einem gewissen Stadium bilden beide Flossen eine zusammenhängende Falte (Balfour, Dohrn, Rabl u. a.); diese schnürt sich später glatt zwischen zwei Myotomen durch. Die Muskelknospen des einen gehen zur Brust-, die des folgenden zur Beckenflosse. Für Squaliden hat Dohrn (1884, S. 170) bei Pristiurus und Scyllium, Rabl (1893, S. 120) ebenfalls bei Pristiurus gefunden, daß in dem Bereich zwischen den beiden Flossenanlagen die Myotome ebenso gut Muskelknospen bilden wie die in die Flossenanlagen hinein reichenden Myotome: die Dohrnschen Abortivknospen. Dieselben bestehen nur kurze Zeit und verschwinden dann spurlos. Aus ihrem Vorkommen schließt Dohrn (und Rabl, Wiedersheim und Mollier folgen ihm darin), daß bei Squaliden einst wie bei Rochen eine interpterygiale Zone nicht bestanden habe.

Ich beginne die Mitteilung meiner Befunde mit den Squaliden. Bei einem reifen Embryo von Rhina (32 cm Länge) fand ich von einer interpterygialen Zone nichts. Der 29. Nerv ist der letzte Brustflossennerv, der 35. sendet bereits Aeste durch den Beckengürtel zur Bauchflosse. Die fünf zwischen diesen liegenden Nerven (30.—34.) geben je einen Nervenast dort, wo der betreffende Intercostalnerv die Vena parietalis kreuzt, ab, welcher durch den M. obliquus hindurch nach außen tritt und einen Muskel versorgt, welcher Rhina eigentümlich ist (Taf. XII, Fig. 4 und 6). Er besteht aus zwei Teilen, einem oberen oder dorsalen und unteren oder ventralen. Der letztere ist eine direkte Fortsetzung des M. pteryg. inferior der Beckenflosse nach vorn. Seine Fasern entspringen von der den M. obliquus von außen deckenden dünnen Fascie etwa im ganzen hinteren Drittel des Zwischenflossenraumes im Niveau des Metapterygimus der Beckenflosse und eng mit den basio-radialen Fasern (v. Davidoff) der Beckenmuskulatur im

Zusammenhang. Mit diesen inserieren die hintersten noch an den Radien des Propterygiums, die vorderen erreichen dieselben nicht mehr, heften sich vielmehr an die Haut in einer Linie an, welche den vorderen Flossenrand rostralwärts fortsetzt. An dieselbe Stelle der Haut setzen sich die caudal gelegenen Muskelfasern des oberen Muskels an, sodaß sie mit ihren Insertionszipfeln eng mit denen des unteren Muskels verschmolzen sind. Nach vorn setzt sich dieser Muskel jedoch weiter als der untere, fast bis an die Achselhöhle der vorderen Extremität fort. Schließlich besteht er nur noch aus einer mikroskopisch feinen Lage von Muskelfibrillen [1]). Am caudalen Ende ist der Zusammenhang mit dem M. sup. der Beckenflosse nur am Insertionsteil vorhanden und ebenso innig wie bei dem unteren Muskel. Der Ursprung ist dagegen ein wenig von dem des M. sup. getrennt. Auch der obere Muskel entspringt von der äußeren Bauchmuskelfascie und zwar in der Verlängerung der Ursprungslinie des Flossenhebers nach vorn. Der rostrale Teil des Muskels sieht aus wie ein rudimentärer Hautmuskel. (Taf. XII, Fig. 6.)

Der obere Muskel ist eine rostrale Fortsetzung des M. pteryg. sup., der untere eine ebensolche des M. pteryg. inf. der Beckenflosse. Ich bezeichne den ersteren kurz mit Portio anterior superior, den letzteren mit Portio anterior inferior. Die Portio ant. sup. wird innerviert durch Aeste von Nerv 28, 29, 30, 31, 32, 33, die Portio ant. inf. durch Aeste von Nerv 31 (?), 32, 33 (Taf. XII, Fig. 6). Nerv 34 tritt mit seinem R. sup. und inf. schon in den hinteren Hauptteil der Hebe- und Senkmuskeln ein und bezeugt durch die Verbindungen mit den Aesten von 33 innerhalb der Muskulatur die primäre Zusammengehörigkeit der vorderen und hinteren Abteilung der letzteren, die beim M. pteryg. inf. unverändert erhalten ist, beim oberen Muskel eine geringe sekundäre Aberration des Ursprungs eines der beiden Teile oder beider erlitten hat.

Dohrn schloß einst (1884, S. 170) auf Grund der von ihm gefundenen abortiven Muskelknospen bei jüngeren Pristiurusembryonen, daß bei den Squaliden in früherer phylogenetischer Zeit sämtliche Spinalnerven an der Innervation der paarigen Flossen beteiligt gewesen seien, daß somit die Haie, gerade so wie die Rochen noch jetzt, einstmals große zusammenhängende

1) Nur durch mikroskopische Untersuchung gelang es mir, die muskulöse Natur der durchsichtigen feinen Fibrillen zu sichern.

oder sich doch berührende paarige Flossen besaßen, welche erst in späterer Reduktion sich voneinander trennten und entfernten und zur jetzigen schmalen Flossenform verkleinerten. Aehnliche Anschauungen vertreten andere Forscher nach ihm.

In dem untersuchten älteren Rhina-Embryo liegt nun ein Tier vor, bei welchem nicht abortierte, sondern ausgebildete Muskelelemente und entwickelte Nervenfasern aus sämtlichen spinalen Metameren des Rumpfes zu den paarigen Flossen in mittelbarer und unmittelbarer Beziehung stehen, welches somit thatsächlich noch erhalten zeigt, was die ontogenetische Untersuchung der jüngeren Haiembryonen nur erschließen ließ, und daher ein in hervorragendem Maß geeignetes Objekt bildet, um die von Dohrn und seinen Nachfolgern gezogenen weiteren Schlüsse auf ihre Berechtigung zu prüfen.

Zunächst ergiebt sich, daß die Muskulatur der Beckenflosse ausschließlich bei Rhina den Ausfall von Muskulatur zu tragen haben würde, wenn wir aus dem Zwischenflossenraum uns alle Muskeln wie bei anderen Squaliden verschwunden denken durch Fortsetzung der Reduktion, welche offenbar jetzt schon im vorderen Bereich der Portio ant. sup. platz greift (Verlust der Insertion am Flossenskelett, Reduktion auf kaum sichtbare Fibrillen) und welche bei der Portio ant. inf. im Vergleich mit jener weiter fortgeschritten ist. Wie aber schon v. Davidoff nachwies und weiter unten ausführlich auseinandergesetzt werden soll, sind bei der Beckenflosse derartige Verluste am cranialen Rand nicht durch Reduktionen einer einst größeren Flosse, sondern durch Wanderungen der in ihrer Größe nicht wesentlich veränderten Gliedmaße bedingt. Ferner beweist die Innervation des rostralen Teiles der Portio sup. ant. durch feine Aeste vom Nerv 28 und 29, welche mit starken Aesten die Brustflosse versorgen, daß einst die Beckenflossenmuskulatur sogar in den Bereich der jetzigen Brustflosse hineinragte, und die rudimentäre Struktur gerade des vordersten Teiles macht es wahrscheinlich, daß sie noch weiter rostral sich erstreckt hat, als der Nervenbefund schließen läßt. Daraus ergiebt sich, daß die Beteiligung sämtlicher Spinalnerven an der Flosseninnervation bei Rhina sekundär erworben ist. Um hierüber volle Klarheit zu verbreiten, ist jedoch der Vergleich mit anderen Squaliden und namentlich mit den Rochen heranzuziehen.

Die übrigen Squaliden, welche ich untersuchte, besitzen eine Reihe von Intercostalnerven zwischen beiden Gliedmaßen, welche an der Innervation letzterer unbeteiligt sind. Dieselben verteilen sich folgendermaßen:

Scymnus	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.														
Heptanchus	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.														
Acanthias	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.													
Prionodon	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.												
Spinax	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.										
Centrina	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.										
Odontaspis	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.	31.	32.	33.	34.	35.	36.	37.							
Chlamydoselachus	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.	31.	32.	33.	34.				
Zygaena	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.	31.	32.	33.	34.	35.	36.	37.	38.	39.	40.	41.	42.	43.	44.	45.	46.
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.

Nicht immer ist es leicht festzustellen, wo die hintere Grenze der Regio interpterygialis liegt, d. h. welcher Nerv der erste Bauchflossennerv wirklich ist. Selbstverständlich muß dazu der Nachweis des Eintrittes von Fasern desselben in die Muskulatur der Flosse selbst geliefert werden. Es verursachte aber manchmal bei den vordersten Nerven Schwierigkeiten, den Plexus lumbalis aufzulösen. Bei Heptanchus sendet der 31. Intercostalnerv sicher noch Aeste in die Beckenflosse (Taf. XI, Fig. 1. u. 2). Vom 30. tritt ein dünnes Aestchen (*a*) in den Plexus ein, und aus dem Vergleich mit den Rr. pterygiales der folgenden Nerven ist es höchst wahrscheinlich an der Innervation der Flosse beteiligt. Zwei Nervenfädchen feinster Art (*b*) sind weniger sicher und ebenso ein einziges (*c*), welches von 29 in den Plexus hineingeht (Fig. 2). Beim Entwirren des lang sich hinziehenden Collectors war es nicht möglich, diese letztgenannten feinsten Nervenelemente isoliert zu erhalten. Die vorhergehenden Nerven, der 28., 27., 26. u. s. f., bilden mit ihren Aesten an der Außenseite der Vena parietalis einen dichten Plexus, welcher bis zum Coracoid sich erstreckt. Derselbe enthält aber keine durchgehenden Nerven, die caudal zum Plexus lumbalis verlaufen, und besitzt infolgedessen, wenn auch selten, Unterbrechungen (zwischen Nerv 24 und 25 z. B., Fig. 1, Taf. XI). Es verschmelzen in ihm nur Nervenäste miteinander, welche den Musc. obliquus versorgen. Er ist eine Teilerscheinung der hochgradigen Umbildungsprozesse, welche die metamere Struktur dieses Muskels völlig aufgehoben haben (vergl. S. 293). Es ist aber daran zu denken, ob nicht die besonders dichte Anhäufung der Nervenverbindungen neben der Vena parietalis, welche eine kontinuierliche Fortsetzung des Plexus lumbalis bildet, auf ursprüngliche, aber jetzt verloren gegangene Beziehungen zu jenem hindeutet. Man kann überall bei den Collectoren der Fische beobachten, daß andere Muskeläste der beteiligten Spinalnerven, welche mit der Flosse gar nichts zu thun haben, sich ihnen auf

eine Strecke anschließen (accessorische Aeste), in derselben oder entgegengesetzter Richtung wie die eigentlichen Plexuselemente, die Flossennerven, verlaufen und dann zu ihrem Endgebiet, diesem oder jenem Interseptalmuskel des Rumpfes, abschwenken. Auf den Abbildungen der mit dem Messer aufgelösten Plexus habe ich diese Aeste meistens weggelassen, nur in Fig. 4, Taf. XV (Pristis), Taf. X, Fig. 2 (Ceratodus) sind einige gezeichnet. Präpariert man einen solchen Plexus und betrachtet ihn, bevor man die Isolation der einzelnen Elemente begonnen hat, so ist es oft unmöglich zu sagen, wie weit die Innervationssphäre der Gliedmaße sich erstreckt (z. B. Taf. X, Fig. 1). Bei den dem Beckengürtel am nächsten liegenden Nerven geht es noch an; denn ihnen gegenüber treten die accessorischen Nervenelemente des Plexus an Dicke zurück. Je weiter man aber rostral fortschreitet, um so dünner werden die Flossennerven. Da die accessorischen Aeste dieselbe Dicke behalten, so ändert sich das relative Verhältnis zwischen beiden Komponenten dergestalt, daß schließlich zwischen zahlreichen und starken accessorischen Nervenästchen nur mit großer Geduld die feinen Fädchen herauszuschälen sind, welche noch zur Extremität verlaufen. Ich habe, um dies zu veranschaulichen, von Heptanchus in Fig. 1 und 2, Taf. X, den unaufgelösten Plexus und die betreffende Stelle im aufgelösten Zustand nebeneinander abgebildet. Ast *c* z. B. ist mikroskopisch fein und setzt sich aus nur zwei Primitivfasern zusammen.

Wenn dann schließlich weiter cranial auch jede Spur von Nervenfasern verschwindet, welche zur Flosse durchzuverfolgen sind, trotzdem aber bei Notidaniden (Heptanchus) der Plexus sich weiter fortsetzt bis zum Coracoid, so muß man daraus folgern, daß entweder der Plexus überhaupt aus anderen Ursachen zustande gekommen ist, oder daß in ihm auch weiter vorn einst Beckenflossennerven enthalten waren, die aber verschwunden sind. Die accessorischen Nerven würden im letzteren Fall eine Lage, die sie im Anschluß an die Beckenflossennerven erworben haben, noch beibehalten, nachdem das ursächliche Bindeglied längst verschwunden ist.

Bei den übrigen Squaliden ist die Plexusbildung nur da konstant und regelmäßig ausgebildet, wo pterygiale Aeste in derselben eingeschlossen sind. Es ist z. B. bei den Spinaciden, bei Prionodon und Odontaspis deutlich eine vordere Grenze erkennbar, und diese fällt mit dem ersten Flossennerven zusammen. Es finden sich zwar Ansae auch weiter vorn neben der Parietalvene, aber

sie sind lange nicht so regelmäßig wie bei Heptanchus. Bei letzterem selbst kommen aber auch hin und wieder Unterbrechungen des Plexusverbandes, wie bereits erwähnt, vor (Taf. X, Fig. 1 zwischen 24 und 25).

Danach kann es nicht zweifelhaft sein, daß das pterygiale Element das konstantere ist und vor dem accessorischen für die Erklärung der Genese des Plexus den Vorzug hat. Ich sehe daher bei den auch sonst tief stehenden Notidaniden (auch bei Hexanchus fand ich den vordersten Teil des Plexus, vom 19. Nerven ab cranialwärts) in ihm einen Hinweis auf eine einst noch weiter rostral ausgedehnte Beziehung der Hinterflosse, als dies die noch erhaltenen vordersten Nerven derselben bezeugen. Dadurch schrumpft der Interpterygialraum noch weiter zusammen. Doch ist die Bestimmung zu unsicher, wie weit einst die Beckenflosse in denjenigen Bereich ihre Beziehungen erstreckt habe, welchen jetzt die Brustflosse beherrscht. Denn es wäre möglich, daß die Brustflosse den vordersten (metacoracoidalen) Teil des Plexus früher ähnlich zustande kommen ließ wie den hinteren die Beckenflosse; jedenfalls nähert sich der Befund bei Notidaniden demjenigen bei Rhina und wirft weiteres Licht auf die Entstehung des breiten Interpterygialraumes vieler Squaliden.

Unter den Rochen fand ich nur bei Pristis von beiden Flossen unabhängige Nerven; alle übrigen Familien lassen sämtliche Intercostalnerven an der Flosseninnervation teilnehmen. Pristis ist auch der einzige Roche, bei dem ich einen Plexus lumbalis fand. Er beginnt mit einem Ast des 35. Nerven, nicht weit von der Achselhöhle der Vordergliedmaße entfernt, und liegt ebenfalls lateral neben der Vena parietalis. Drei Nerven füllen den Interpterygialbezirk, der 32., 33. und 34., bei denen weder Aeste zur Brust- noch Beckenflosse wahrnehmbar waren (Taf. XV, Fig. 2).

In den Fällen, wo der letzte Brustflossennerv vollständig ist (Torpedo, Raja clavata, Trygon) oder nur aus dem Ramus pterygialis inf. (Myliobatis) besteht, ist der erste Beckenflossennerv, also der folgende Spinalnerv, mit beiden Aesten, dem für den Hebe- und Senkmuskel bestimmten, versehen. Es fehlt entweder nichts oder nur eine Hälfte des Ramus pteryg. comm. eines Spinalnerven, um die gleichmäßige Versorgung der Flossen durch alle Spinalnerven des Rumpfes vollständig zu machen.

Bei Raja vomer und Raja fullonica ist dagegen je ein Nerv beiden Flossen gemeinsam. Derselbe sendet bei R. vomer einen Ast zum M. pteryg. sup. (Taf. XIII, Fig. 3, Nerv 47), bei

Raja fullonica zwei Aestchen zum M. pter. inf. der Beckenflosse (Taf. XIV, Fig. 2, Nerv *B*, *c* und *d*). Bei letzterem Tier erhalten beide Muskeln der Brustflosse Aeste von demselben Nerven, bei Raja vomer besitzt nur der Hebemuskel einen solchen.

Bei Rhinobatus dagegen ist nicht nur der letzte Brustflossennerv unvollständig, sondern auch der erste Beckenflossennerv. Dem ersteren fehlt der Ramus inferior (33. Nerv), dem letzteren der Ramus superior (34. Nerv) (Taf. XIV, Fig. 5).

Fand sich also durch den Vergleich eines größeren Materials bei Squaliden der Interpterygialraum nicht als konstante Erscheinung, so ist andererseits bei Rochen das völlige Fehlen desselben auch nicht konstant, wie vielfach angenommen wird (Mollier, 1893, S. 73).

Bei Holocephalen ist eine deutliche, aber kleine Interpterygialzone vorhanden. Bei Chimaera sind drei Nerven weder an Brust- noch Beckenflosse beteiligt, der 16., 17. und 18. Bei diesen Nerven nimmt die Ueberkreuzung der Aeste des einen mit solchen des andern, wie sie schon beim letzten Brustflossennerven (siehe oben S. 312) besteht, immer mehr zu. Nerv 16 und 17 besitzen Hautäste, ähnlich den Rami cutanei der R. pteryg. communes. Diese laufen immer über die Intercostalnerven von 15 und 16 hinweg nach vorn und senken sich rostral von ihnen in die Muskulatur (Taf. X, Fig. 4). Bei Nerv 17 und 18 ist dagegen der rostrale Ast des einen mit dem caudalen des anderen zu einem einheitlichen Stamm verschmolzen, und dies wiederholt sich bei allen folgenden Spinalnerven des Rumpfes. Ich komme darauf zurück. Die beiden verschiedenwertigen serialen Bestandteile eines solchen Nervenstammes sind immer locker verbunden und daher leicht zu isolieren. Es ergiebt sich, daß der erste Nerv zur Beckenflosse vom 19. Segment stammt, also vom rostralen Anteil des scheinbar einheitlichen Nervenstammes *A*.

Bei Ceratodus wird der Zwischenflossenbezirk von 8 Metameren gebildet. Nerv 12—19 besitzen keine Rami pterygiales (Taf. X, Fig. 1).

Die Entstehung der Interpterygialzone ist, wie diese Befunde beweisen, eine Folge von Verschiebungen der Beckenflosse, deren specielle Natur vorläufig unerörtert bleiben mag. Unter den Squaliden ist bei Rhina der Reduktionsprozeß noch im Flusse (Portio anterior des M. pteryg. sup. und inf.) und die Zugehörigkeit der zum völligen Schwund bestimmten, weil jetzt schon funktionslosen und in ihrem Bau rudimentären, Muskelfasern zur

Beckenflosse direkt nachweisbar. Für die übrigen Squaliden mit ausgebildetem und oft großem interpterygialen Raum liefern die Notidaniden den Beweis, daß auch hier einst Beziehungen der Beckenflosse zu Metameren bestanden haben müssen, welche jetzt keine der Flossen versorgen oder sogar am Aufbau der Brustflosse beteiligt sind. Bei Holocephalen und Dipnoern bietet der Anfangsteil des Plexus lumbalis in derselben Richtung Anhaltspunkte, auf die ich im nächsten Kapitel näher eingehen will. Der genetische Zusammenhang der Interpterygialzone mit dem Nervenbereich der Beckenflosse bestimmte mich, dieselbe in diesem Abschnitt zu behandeln.

Diejenigen Forscher, welche die paarigen Flossen aus einer ursprünglich einheitlichen Seitenfalte ableiten, stellen sich vor, daß diese Falte zunächst an einer Stelle eingeschnürt wird, wie dies in der Ontogenese von Torpedo zu beobachten ist. Mollier formuliert diese Ansicht in den Worten: „ich gehe wohl mit der Behauptung nicht zu weit, daß wir in den frühen Embryonalstadien der paarigen Flossen von Torpedo die primitivste embryologisch bekannte Form der Wirbeltierextremitäten vor uns haben" (1893, S. 73).

Der Zwischenflossenraum d. h. der ganze freie Zwischenraum zwischen den paarigen Gliedmaßen soll dann von dieser primären Spaltung aus teils durch Verkürzung der Basis der beiden Teile der Seitenfalte (Smith Woodward, 1892, S. 36), teils durch Schwund einer Partie derselben zustande kommen (Mollier, 1893, S. 122, 127 und 128).

Diese Auffassung stempelt die unmittelbar aneinandergedrängte Lage der Rochenflossen zum primitiven, die weit auseinandergerückte der Squaliden-Gliedmaßen zum sekundären Zustand und stützt sich dabei auch auf andere angeblich primitive Merkmale der Rochen, (Rabl, 1893, S. 136), von denen Howes (1890, S. 68) die Struktur des Prosencephalon nach Edinger und eigene Befunde am dorsalen Mesenterium citiert. Unsere Kenntnisse des Gehirns sind für die Phylogenie desselben noch so wenig verwertbar, und die Eingeweide sind wegen ihres primordialen Auftretens, ihrer großen Anpassungsfähigkeit und Veränderlichkeit so wenig brauchbare Zeugen der Vorgeschichte der Organismen, daß diese Gründe völlig verschwinden gegenüber der großen Zahl derer, welche der Vergleich des Skeletts, der Muskulatur, des peripheren Nervensystems ergeben, und denen, welche die Paläontologie liefert. Alle diese stellen bei Rochen die höher differenzierten Formzustände als

bei Squaliden fest (vergl. die Arbeiten von GEGENBAUR, FÜRBRINGER, VETTER, TIESING; JÄKEL u. a. m.).

Es läßt sich im vorliegenden Fall auch direkt nachweisen, daß der Zwischenflossenraum unmöglich von einem Zustande ähnlich dem der Rochen ableitbar ist. Denn er ist, wie ich selbst an demjenigen Teil desselben, welcher keine nervösen Beziehungen zur Beckenflosse unterhält, der Interpterygialzone, zeigte, einst von der Beckenflosse eingenommen gewesen. Wäre letztere durch die Spaltung eines einheitlichen horizontalen Flossensaumes entstanden und durch Verkürzung des vorderen Teiles zur jetzigen Form zusammengeschrumpft, so wäre diese Spaltungsstelle bei Squaliden viel weiter vorn zu suchen, als sie bei Rochen liegt und in der Ontogenese beobachtet wird. Bei Torpedo liegt dieselbe nach MOLLIER zwischen 28. und 29. Metamer (MOLLIER, 1893, S. 48)[1]). Da bei Rhina jetzt noch das 28. Metamer, bei Heptanchus das 29. einen Nerv zur Muskulatur der Beckenflosse sendet, so liegt also der ganze Interpterygialraum vor der Trennungsstelle der BALFOUR'schen Ektodermleiste bei Rochen, und da er zur Beckenflosse gehört, würde bei Squaliden, falls es dort eine kontinuierliche Ektodermleiste gäbe, was bekanntlich nicht der Fall ist, deren Spaltung an seinem vorderen (rostralen) Ende oder weiter rostral eintreten. Es würde dies laut Liste S. 324 bei Spinax z. B. ins 11. Metamer, also zu Differenzen von ungefähr 17 Metameren gegenüber Torpedo führen. Man muß umgekehrt aus solchen Befunden schließen, daß auch bei Rochen einst ähnliche Verhältnisse wie bei Squaliden herrschten, und daß auch dort die Beckenflosse aus mehr rostral in mehr caudal gelegene Rumpfgebiete verschoben ist. Dafür lassen sich weitere Argumente aus dem Vergleiche der interpterygialen Nerven herleiten.

Durch die Untersuchungen von STANNIUS (1849, S. 125) und v. JHERING (1878, S. 55, 58) kennen wir die metamerischen Umbildungen, welche die Flossennerven bei denjenigen Knochenfischen erfahren, deren Bauchflosse die Lage unweit des Afters aufgiebt und in den Bereich der Brustflosse oder sogar bis zur Kehlgegend nach vorn wandert. Selbst v. JHERING, welcher bekanntlich die verschiedene metamere Stellung der Gliedmaßen durch Inter- und Exkalationen, d. h. Vermehrung oder Verminderung der Segmente des Körpers innerhalb seiner Kontinuität, zu erklären versuchte, giebt hier eine Verschiebung der

1) Siehe Anm. S. 332.

Hintergliedmaße zu. Bei vielen Knochenfischen liegt eine größere Anzahl interpterygialer Nerven zwischen den Flossen (bei vielen Physostomen, z. B. Esox lucius 16, v. Jhering), bei anderen nur wenige (z. B. Cyprinus tinca 3, v. Jhering). Bei den meisten untersuchten Brust- und Kehlflossern stößt das Innervationsgebiet von Brust- und Bauchflosse direkt aneinander. Meist sendet der 3. Spinalnerv noch einen Ast zur Brustflosse, der 4. Spinalnerv verläuft bereits zur Beckenflosse. Bei Lepidoleprus (Stannius, S. 125) und Uranoscopus (Jhering, S. 58) versorgt der 3. Spinalnerv mit einem Ast die Brust-, mit einem anderen die Bauchflosse [1]).

Ganz analoge Verhältnisse begegnen uns in der Interpterygialzone der Haie. Bei den meisten Squaliden haben wir eine größere Zahl an der Flossenversorgung unbeteiligter Nerven (Liste S. 324); bei vielen Rochen stoßen die Innervationsgebiete aneinander, indem ein Aestchen eines Nerven noch gewisse Muskeln der Brustflosse, ein Aestchen des folgenden bereits gewisse Muskeln der Beckenflosse versorgt (Rhinobatus) oder — eine stärkere Annäherung — indem die Versorgung der Beckenflosse seitens des letzteren Nerven sowohl Hebe- als auch Senkmuskeln derselben betrifft (Myliobatis), schließlich — das Maximum der bloßen Annäherung — indem sowohl Hebe- als Senkmuskel der Brustflosse Aeste von einem Nerven als auch Hebe- und Senkmuskel der Beckenflosse Aeste vom nächstfolgenden Nerven bezieht (Torpedo, Raja clavata, Trygon). Schließlich tritt auch hier eine Ueberkreuzung der Innervationsgebiete ein. Denn bei den Rochen versorgt manchmal ein und derselbe Spinalnerv sowohl Brust- als auch Beckenflosse (Raja vomer und fullonica), unter den Squaliden kommt es sogar vor, daß zwei Spinalnerven je einen starken Ast zur Brustflosse entsenden, je einen schwachen zur Muskulatur der Beckenflosse (Rhina).

Die Analogie ist eine so vollständige, daß man aus dem Nervenbefund wie bei Knochenfischen so auch bei Haien auf eine sekundäre Entstehung des Verlustes des Zwischenflossenraumes, der unmittelbaren Aneinanderlagerung der Innervationsgebiete beider Flossen und gar der Ueberkreuzung im Grenzgebiet schließen kann. Der Verschiebungsprozeß, der sie bedingte, ist jedoch bei Knorpelfischen in der Richtung direkt entgegengesetzt dem-

---

1) M. Fürbringer hat diese Befunde der beiden Autoren bereits zusammengestellt (1879, S. 351).

jenigen bei Knochenfischen. Hier wandert die Bauchflosse nach vorn und nähert sich oder überschreitet die Lage der Brustflosse und bedingt dadurch schließlich die Verschmelzung der Innervationszonen beider (Lepidoleprus, Uranoscopus); dort wandert die Brustflosse in caudaler Richtung und schiebt sich über die Beckenflosse teilweise hin, eine Lage, die man bei vielen Rochen beobachten kann, oder erreicht Gebiete, in welchen noch rudimentäre Muskeln der letzteren liegen, ebenfalls mit der Ueberkreuzung der Nervenbezirke im Gefolge (Raja und Rhina).

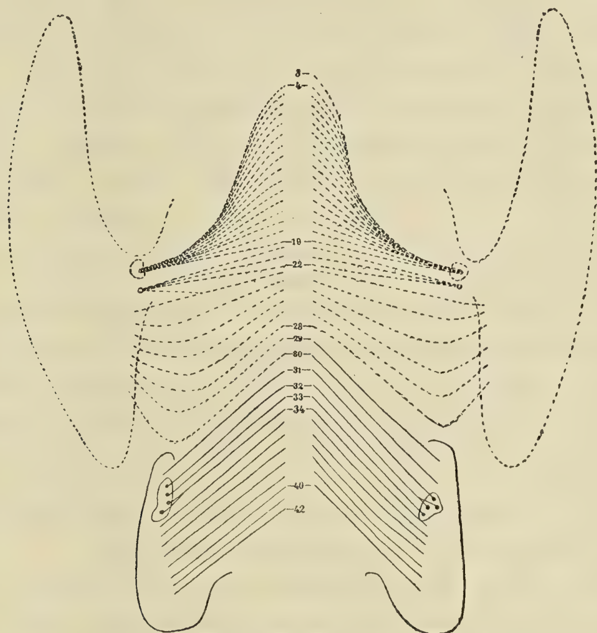


Fig. 1. Linke Seite: ausgewachsenes Tier; rechte Seite: Embryo.

Für Squaliden kann diese Richtung durch den Nachweis der Reduktionsprozesse im Interpterygialraum als erwiesen gelten (Rhina, Heptanchus, Hexanchus)[1]. Bei Rochen geht sie aus folgendem hervor.

Mollier hat bei einem Torpedo-Embryo, dessen Flossenskelett die definitive Form erreicht und fast völlig die Gliederung in die einzelnen Basalia und den Schultergürtel vollzogen hatte (Stadium C, S. 48 u. Taf. V/VI, Fig. 19, 20, 26), genau die seriale

1) Bei Notidaniden führen, wie erwähnt, die Plexusbildungen, die sich auf Verschiebungen der Beckenflosse beziehen lassen, ins Brustflossengebiet hinein.

Zahl der Brust- und Beckenflossennerven bestimmt und besonders derjenigen, welche durch Brust- oder Beckengürtel Aeste entsenden. Ich reproduziere seine Abbildung (S. 48) in der rechten Seite meiner Textfigur 1, nur mit der Abänderung, daß die Brustflosse und ihre Nerven durch punktierte Linien gegen die mit ausgezogenen Konturen wiedergegebene Beckenflosse samt deren Nerven hervorgehoben sind[1]). In der linken Seite derselben Figur ist mein Befund an einem ausgewachsenen Exemplar derselben Species in derselben schematischen Weise dargestellt. Vergleicht man letzteren mit dem embryonalen Status, so findet man durch den Hauptkanal des Schultergürtels beiderseits den 19. Nerven den letzten Ast entsenden; die accessorischen Kanäle (in schematischer Weise sind sie beim ausgewachsenen Tier auch durch ein Loch ersetzt, s. übrigens Abbild. 6, Taf. XV) umfassen beim ausgewachsenen Zitterrochen noch einen Ast vom 23., beim Embryo nur noch solche vom 22. Spinalnerven; bei ersterem stammt der letzte Brustflossennerv vom 30. Segment, bei letzterem vom 28. Entsprechend ist links der 1. Beckenflossennerv ein Ast des 31. Spinalnerven, rechts ein solcher des 29. Der erste diazonale Nerv des Beckengürtels gehört beim ausgewachsenen Tier zum 32. Metamer, beim Embryo zum 31., der letzte bei ersterem zum 34., bei letzterem zum 33. Je ein Ast verläuft bei beiden durch einen Kanal resp. eine Rinne des Processus iliacus des Beckenknorpels, auf der linken Seite ein Ast des 34., auf der rechten des 32. Spinalnerven. Der letzte Beckenflossennerv hat beim ersteren Exemplar Nummer 42, beim letzteren Nummer 40.

Es sind Brust- und Beckenflosse und die Grenze zwischen ihnen beim ausgewachsenen Torpedo im Vergleich zum Embryo um 1—2 Metameren längs des Rumpfes nach hinten verschoben. Zwischen den vier zum 29. und 30. Metamer des letzteren gehörigen Knospen gelangen keine Anlagen des Skelettes zur Ausbildung (Mollier, S. 59). Die Knospen selbst sind „in lateraler Richtung nur wenig entwickelt" (S. 60). Diesen Thatsachen vindiziert Mollier selbst eine große Bedeutung, da sie „die Richtung der beginnenden Reduktion anzeigen" (S. 63). Bei meinem (aus-

1) In der Bezeichnungsweise der Nerven mit den serialen Ziffern ist der sog. Hypoglossus mitgezählt, also der zwischen Schädel und Wirbelsäule entspringende Nerv mit eins benannt. Mollier (S. 152) rechnet denselben nicht mit. Daraus erklärt sich die scheinbare Differenz seiner Zahlangaben von denen, die ich an seine Figur gesetzt habe. — Vergl. außerdem den Zusatz S. 373.

gewachsenen) Exemplar ist die Reduktion eine völlige. Von den Metameren 29 und 30 findet sich keine Spur in der Beckenflosse. Dieselben nehmen dagegen am Aufbau der Brustflosse teil [1]).

Bei den Rochen ist, wie Torpedo beweist, eine Interpterygialzone meist deshalb nicht vorhanden, weil die Brustflosse in demselben Maß ihren Innervationsbezirk caudal verschiebt, wie die Beckenflosse mit dem ihrigen in derselben Richtung ausweicht. Nur wenn diese Prozesse nicht völlig gleichmäßig verlaufen, ist die metamere Annäherung keine völlige (Rhinobatus, Myliobatis) [2]) oder sie führt zur Ueberkreuzung (Raja vomer und fullonica). Der Mangel einer deutlichen Interpterygialzone ist demnach bei Rochen ein sekundärer Zustand, erworben durch die gewaltige Ausdehnung der Brustflosse, die auf den ersten Blick diese Tiere als die höher specialisierten Haie gerade im Bau ihrer paarigen Gliedmaßen gegenüber den Squaliden charakterisiert [3]).

---

1) Um dem Einwand zu begegnen, es könnte hier eine individuelle Variation vorliegen, welche mit dem Alter des betr. Tieres nichts zu thun habe, untersuchte ich während der Drucklegung dieser Arbeit zwei weitere ausgewachsene Zitterrochen (32 und 37 cm Länge, ♂), bei denen aber gleichfalls die Extremitätenmuskeln des des 29. und 30. Metamers zur Brustflosse gehörten und der 31. Spinalnerv den ersten Beckenflossenast entsandte. — Wie dieser metamerische Umbildungsprozeß histogenetisch vor sich geht, müßte in der Ontogenese von Torpedo zu entscheiden sein. Diese Aufgabe erscheint um so lohnender, als die metamerische Umbildung in ihren histologischen Details bei Wanderungen der Extremitäten überhaupt noch in Dunkel gehüllt ist. Vergl. dazu Fürbringer's Ausführungen 1888, S. 983—984. Eine direkte Ueberwanderung von Muskelfasern des Rumpfes auf die Extremitäten findet selbst bei den Haien nicht statt. Die Rochen besitzen zwar sowohl am Hinterende der Brust- wie Vorderende der Beckenflosse aberrierende Muskelfasern der Bauchmuskulatur (z. B. Taf. XIII, Fig. 3 *m*). Diese legen sich auch teilweise dicht auf die Flossenmuskulatur. Vergeblich suchte ich aber nach einer Stelle, wo eine Verschmelzung mit jener und eine Einordnung aberrierender Elemente in ihre Fasern eingetreten wäre.

2) Auf Pristis komme ich zurück.

3) Mollier glaubt, die sekundären Anpassungen der Rochenflossen, welche er in ihrer definitiven Form anerkennt (S. 73 Anm.), dadurch eliminieren zu können, daß er nur die Flossenanlage von Torpedo „in den frühen Embryonalstadien“ als Prototyp „der primitivsten embryologisch bekannten Form der Wirbeltierextremitäten“ ansieht (S. 73). Wenn aber bei ausgebildeten Rochen so gut wie bei Embryonen sämtliche Spinalnerven an der Innervation der Ex-

Ich kann daher auch in der Balfour'schen Epithelleiste nicht den Beweis dafür erblicken, daß die beiden Gliedmaßen der Rochen einmal zusammenhingen und eine einheitliche

---

tremitäten sich beteiligen (und dafür führt er selbst Beispiele an, S. 73), so legt sich doch eben entwickelungsgeschichtlich das an, was im ausgebildeten Zustand vorhanden ist. Wie sollen die fertigen Flossen zu ihrer Muskulatur kommen, wenn diese in der Ontogenese sich nicht ausgebildet hat? Man kann selbstverständlich nur dann aus der Ontogenese gegenüber der Untersuchung des fertigen Tieres einen Schluß versuchen, wenn ein Unterschied zwischen beiden vorhanden ist. Meine Ausführungen über die ausgebildeten Flossen der Rochen finden deshalb auf Mollier's Ansichten von der Embryonalform ihre volle Anwendung.

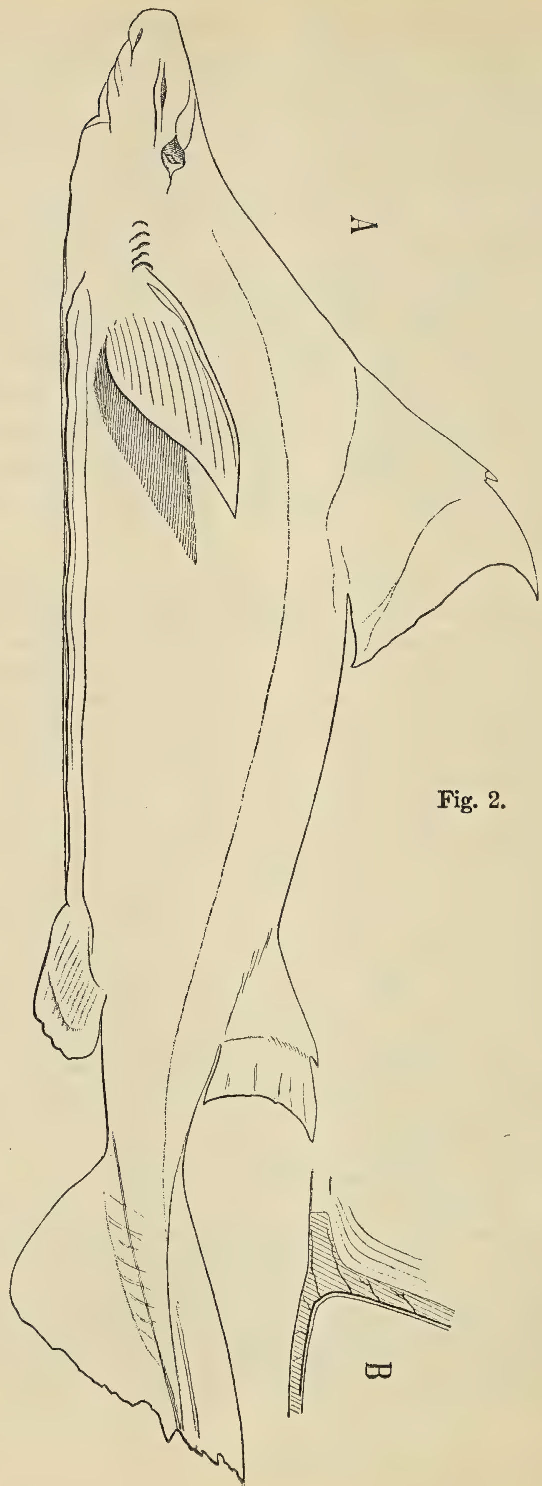


Fig. 2.

horizontale Seitenfalte des Rumpfes bildeten. Rabl hat nachgewiesen (1892, S. 135), daß diese Epithelverdickung zuerst nicht kontinuierlich vorhanden ist, wie Balfour meinte (1878, Ges. Schr. S. 319), sondern daß zwei getrennte Ektodermfalten bei Torpedo sich bilden, von denen eine der Brust-, die andere der Bauchflosse entspricht, die dann später eine Zeitlang verschmelzen, um sich in einem weiteren Stadium aufs neue zu trennen. Bei Squaliden kommt es nie zu einer Verschmelzung.

Da bei Rochen rege metamerische Umwandlungsprozesse im Zwischenflossenraum während der Ontogenese sich abspielen (Torpedo) und manchmal ein Metamer beide Flossen mit Muskulatur versorgt (Raja vomer, fullonica), hat eine sekundäre und vorübergehende Verschmelzung der Anlagen beider Gliedmaßen für mich nichts Befremdendes. Ich fasse die Leiste als eine Vorwulstung des Ektoderms über der Stelle auf, wo Verschiebungs- und Austauschprozesse zwischen beiden Gliedmaßen stattfinden, als eine Folge also hoch entwickelter Differenzierungsprozesse der Rochen, welche über die Entstehung der Selachierextremitäten überhaupt nicht das geringste Licht verbreiten können.

Manche Autoren haben jedoch im Zwischenflossenraum einiger Squaliden noch Hinweise auf das einstige Vorkommen einer beide Gliedmaßen verbindenden Horizontalfalte zu finden geglaubt, welche mit jener Balfour'schen Ektodermleiste homologisiert wird, obgleich entwickelungsgeschichtlich eine solche, wie erwähnt, als durchlaufende Falte bei Squaliden nicht vorkommt.

So hat Dohrn (1884, S. 171) in einer Hautfalte bei Centrinaembryonen einen Rest jener Brücke zwischen Brust- und Bauchflosse vermutet. Beim erwachsenen Tier ist diese Falte auch vorhanden. Aber schon die äußere Betrachtung des Tieres lehrt, daß dieselbe zwar in innigem Verband mit der Beckenflosse steht und kontinuierlich dieselbe nach vorn fortsetzt, daß aber die Brustflosse mit derselben gar nicht zusammenhängt (Textfigur 2 A). Bei meinem Exemplar ist die Falte im Bereich der Brustflosse noch deutlich ausgebildet, freilich in allmählicher Abnahme ihrer Höhe begriffen. Sie liegt $1\frac{1}{2}$ cm ventral von der Anheftungsstelle der Brustflosse an den Rumpf und endet in der Höhe des Vorderendes der Basis derselben. Es ist eine solide Hautfalte. Das Unterhautbindegewebe ist von zahlreichen, dicken Bündeln elastischen Gewebes durchzogen. Präpariert man die Cutis ab, so bleibt als direkte Fortsetzung der

Beckenflosse die Leiste aus elastischem Gewebe in einer Höhe von 1 cm und einer Dicke von $^1/_2$ cm (an ihrer Basis) stehen (s. Querschnitt Textfig. 2 B). Muskulatur ist in derselben nicht aufzufinden, auch nicht bei mikroskopischer Durchmusterung auf Serienschnitten. Eigentümlich verhalten sich die Hautäste (Rr. cutanei) der vordersten Beckenflossennerven zu der Falte. Nachdem sie die Rumpfmuskulatur durchbohrt haben, folgen sie nicht der Haut, an welche sie sich verteilen. Die Hauptstämme liegen vielmehr zwischen der Rumpfmuskulatur und der Basis der Leiste, also medial von dieser (s. Querschnitt Textfig. 2 B). Gerade so liegen bei den Extremitäten die Rr. cutanei, welche sich von den Rr. pterygiales communes nach Durchtritt durch die Rumpfmuskulatur ablösen. Auch sie erreichen erst die Haut, nachdem sie die Basis der Flosse, zwischen ihr und der Rumpfmuskulatur, überquert haben.

Es erscheint mir deshalb nicht unmöglich, daß die Hautfalte der Centrina im Anschluß an ein Flossenrudiment sich gebildet hat. Doch kann dieses nur zur Beckenflosse gehört haben, deren einstige Beziehungen zu mehr vorn gelegenen Teilen des Rumpfes in ihr einen weiteren Zeugen finden würden. Ob die Falte eine sekundäre Weiterbildung in ihrer Höhe und Ausdehnung nach vorn vielleicht in Anpassung an besondere Lebensgewohnheiten des Fisches (flaches Aufliegen auf dem Meeresboden?) erhalten hat, wage ich nur anzudeuten. Jedenfalls beweist sie gar nichts für eine ehemalige Verbindung beider Flossen [1]).

Garman deutet in der Beschreibung des Chlamydoselachus anguineus an (1885/86, S. 3, Taf. XX, Fig. a, b), daß der ventrale unpaare „Kiel“ dieses langgestreckten, hexanchen Squaliden als ein Rest (Verschmelzungsprodukt) der beiderseitigen einheitlichen Seitenfalten aufzufassen sei. Dieser Kiel besitzt in der Mitte eine Furche, welche von zwei Falten begrenzt wird, und umschließt in der That zwei Muskeln (*b*, *b*), welche zwischen den sich ventral verdünnenden Platten der Musc. recti (*a*, *a*) in der Tiefe liegen (Taf. XIII, Fig. 2,

---

1) Es gilt dies unbeschadet der von Dohrn bei Embryonen gefundenen Verbindung der Hautfalte mit der Brustflosse. Wenn hier keine irrtümliche Beobachtung vorliegt, entscheidet die weitere Entwickelung bis zum ausgewachsenen Zustand über die ursprüngliche, phylogenetische Bedeutung der Falte.

Querschnitt des Kieles) [1]. Diese Kielmuskeln liegen ventral von der Vena parietalis dicht nebeneinander und haben auf dem Querschnitt makroskopisch Herzform (Taf. XIII, Fig. 1). Der Kiel beginnt allmählich etwas rostral von der Beckenflosse und setzt sich bis in die Nähe der Brustflosse fort. Mit keiner von beiden steht er in unmittelbarem Zusammenhang.

Die Innervation verbreitet Licht über seine Genese. Die Kielmuskeln werden versorgt von Aesten der Intercostalnerven, welche von letzteren jedoch erst nahe an ihrem Ende, an der Bauchmittellinie, entspringen, rückläufig werden und an der Außenseite des Kielmuskels miteinander einen feinen Plexus bilden, ehe sie zwischen die Muskelfasern sich einsenken. In Fig. 1, Taf. XIII, ist der Kielmuskel an einer Stelle durchschnitten und von der Verbindungsfläche mit dem Musc. rectus abgelöst und weggewälzt. Man sieht rechts die Umschlagsstelle seiner Nervenästchen frei vorliegen, während nach links zu die Nerven aus dem Spalt zwischen Kiel- und Rumpfmuskel auftauchen. Im Querschnitt, Fig. 2, sind die Umschlagsstellen der Nerven, welche ein wenig in der Lage variieren, mit x bezeichnet.

Die Kielmuskeln sind ihrer Innervation nach ursprünglich Teile der ventralen Rumpfmuskulatur. Sie besitzen auch noch eine metamere Gliederung durch Intermuskularsepten wie jene (Taf. XIII, Fig. 1). Aber die Nervenstämme, welche sie versorgen, liegen nicht wie bei dem Musc. obl. und rectus auf der medialen, sondern auf der lateralen Fläche, sie verlaufen nicht dorso-ventral, sondern ventro-dorsal. Man muß also annehmen, daß eine Umdrehung, Invertierung, der Rumpfmuskulatur stattgefunden hat, als der Kiel entstand. Die Umschlagsstelle der Nerven für die Kielmuskeln verlegt diese Inversion in die Nähe der Bauchmittellinie. Auf der Höhe des Kieles, besonders unter der rechten Kielfalte (Taf. XIII, Fig. 2) sieht man die Rumpfmuskulatur sich in eine dünne Platte a′ fortsetzen, welche auf ihrem Querschnitt wie ein feiner Zipfel aussieht und sich deutlich nach innen umbiegt. Der Kielmuskel der gleichen Seite läuft ventral gleichfalls in einen feinen Zipfel aus, der aber nicht den Endzipfel des Bauchmuskels erreicht. Gleichwohl beweist der durchlaufende Nerv die ehemalige Kontinuität. Ich stelle mir deshalb die Entstehung

1) Den Querschnitt habe ich in Uebereinstimmung mit allen Figuren der Tafeln so orientiert, daß die Bauchseite nach oben, die Rückenseite nach unten schaut.

des Kieles bei Chlamydoselachus vor, wie Textfigur 3 sie schematisch schildert[1]). In Stadium A haben wir den gewöhnlichen Befund bei Squaliden. Bei B hat die Einstülpung begonnen, die Bauchwand ist überall noch gleich dick. Bei C ist die Verdünnung dort eingetreten, wo später die Kielfalten sich befinden. Trennt sich hier die eingestülpte Partie völlig ab und verbindet sie sich bis zur Vena parietalis hin mit der intakten Bauchwand, so ist das Bild des Querschnittes in Fig. 2, Taf. XIII, erreicht. Wie der Nerv verlagert wird, ist aus dem Schema ebenfalls zu entnehmen.

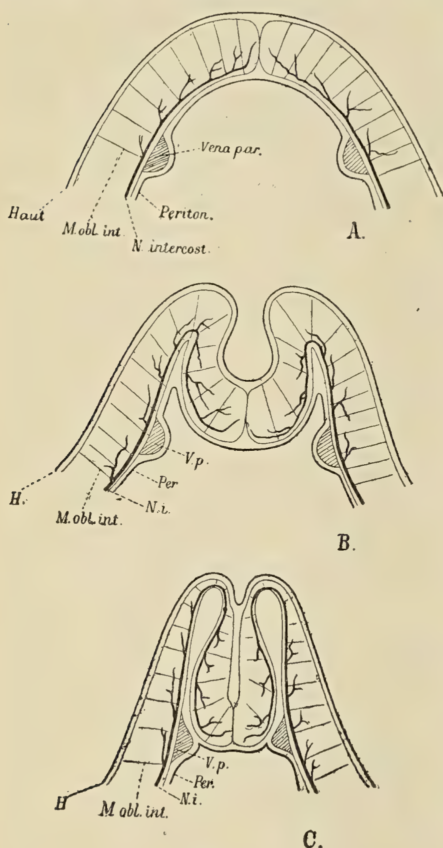


Fig. 3.

Der Kiel des Chlamydoselachus hat zur Genese der paarigen Gliedmaßen **nicht die geringste Beziehung**. Er bleibt aber seinerseits nicht ohne Einfluß auf die Ausbildung der hinteren Extremität, wie ich in einem der folgenden Kapitel zeigen kann. Die Bauchwand ist in ihm zusammengefaltet und daher in der Fläche erheblich verkürzt. Chlamydoselachus ist ein seitlich sehr abgeplatteter, dorso-ventral hoher Fisch.

Auch aus der Paläontologie holt man Zeugen einer ehemaligen kontinuierlichen Seitenfalte herbei. Huxley (1861, S. 66) hat bei **Climatius**, einem Mitglied der fossilen Acanthodier, im Zwischenflossenraum eine **Reihe von Stacheln** gefunden, welche zu beiden Seiten des Bauches in Abständen aufeinander folgen. Cope (1890, S. 407) vergleicht diese Stacheln mit denjenigen, welche den vorderen Rand der

1) S. Anm. S. 337.

paarigen Flossen bei diesen Fischen stützen[1]), und erblickt in ihnen die Reste einer kontinuierlichen Falte, aus welcher einmal die Flossen der ältesten Elasmobranchii (Ichthyotomi und Crossopterygii: Archipterygium) sich entwickelt haben. SMITH WOODWARD hält die Acanthodier freilich für ein Geschlecht hoch specialisierter Selachier („it seems best to regard them as the culminating series of Elasmobranchii at the time when this subclass was one of the dominant types", p. XV), stimmt aber trotzdem COPE darin bei, daß die Seitenstacheln als Ueberreste von Seitenfalten gedeutet werden müßten („as remnants of once - continuous lateral folds"). Er denkt sich, daß die Stacheln eine Membran getragen haben, die ihrer Vergänglichkeit wegen nicht erhalten blieb.

Schon die Ausführungen HUXLEY's lassen keinen Zweifel darüber, daß die Stacheln reine Integumentbildungen gewesen sind (1861, S. 67: „Properly speaking, they are elongated scutes, forming part of the dermal envelope"; vergl. auch neuerdings O. REIS, 1896), die also direkt mit den Flossen nichts zu thun haben. Als Hinweise auf eine kontinuierliche Seitenfalte können sie gewiß nicht gelten. Denn die verbindende Membran (SMITH WOODWARD) ist nichts als eine Voraussetzung, welche unmöglich beweisend ist. Will man trotzdem eine sehr gekünstelte Beziehung zu den Extremitäten aufrecht erhalten, dann könnten auch die isolierten Stacheln als Abgliederungen der Beckenflosse zu gunsten der Wanderung derselben gedeutet werden, da sie in der Domäne jener, dem Zwischenflossenraum, liegen.

Schließlich sind embryologische Befunde im Zwischenflossenraum bei Squaliden als Beweis für die Kontinuität der Extremitätenfalte herangezogen worden. Die DOHRN'schen Abortivknospen (S. 322), welche von ihrem Entdecker bei allen Myotomen zwischen Brust- und Beckenflosse nachgewiesen wurden, „erinnern an eine ursprüngliche, über den ganzen Rumpf sich erstreckende Flossenanlage" (MOLLIER, S. 72, 1893). Mir scheinen jedoch jene rudimentären Muskelknospen nur zu beweisen, daß die Myotome im Zwischenflossenbereich einmal Muskelelemente für die Extremitäten

1) COPE sagt: „these spines are said to be similar to those which support the anterior border of these fins" (S. 407). SMITH WOODWARD citiert ihn folgendermaßen: „between the pectoral and pelvic fins a close and regular series of paired spines, in every respect identical with those supporting the appendages that presumtly correspond to the two pairs of fins in the higher genera" (1891, p. XV).

geliefert haben, und sind mir als solche höchst wertvolle Dokumente für die Phylogenie der Extremitäten. Sie sagen aber gar nichts aus darüber, welcher von den beiden Flossen die Muskulatur zufloß und, wenn man — ganz willkürlich — annimmt, beiden, ob das in ein und demselben Stadium der Fall war, in welchem sich also die beiden Flossen berühren oder eine Einheit bilden mußten. Aus dem Befund bei Rhina und Heptanchus dagegen ist zu schließen, daß die Myotome des Zwischenflossenraumes nur der Beckenflosse einst Muskelmaterial abgaben (S. 327 und weiter unten), und daß die Brustflosse in das Gebiet der Beckenflosse hineingedrungen ist, während diese den Rückzug aus ursprünglich ihr ganz angehörenden Regionen angetreten oder bereits bewerkstelligt hatte. Die Beteiligung der Nerven und Myomeren am Aufbau der beiden Flossen ist eine zeitlich getrennte und nur da gemeinschaftliche, wo die betreffende Muskulatur der einen Flosse rudimentär geworden und außer Funktion gesetzt ist (Rhina).

Wenn ich im Vorhergehenden beweisen zu können glaubte, daß der Zwischenflossenraum der Squaliden genetisch zur Beckenflosse zu rechnen ist, so gilt das streng nur für diejenige Zone desselben, in welcher die Nerven an der Versorgung der Extremitäten unbeteiligt sind (Interpterygialbezirk). Nach den Ausführungen des letzten Kapitels im vorigen Abschnitt (S. 304, 305) ist es selbstverständlich, daß der vordere Teil jenes Raumes, in welchem die Intercostalnerven Aeste zur Brustflosse entsenden (Centrina, Ceratodus), in engerer Beziehung zu jener stehen. Aber auch die nächstfolgenden Metameren, deren Nerven keine Brustflossenäste entsenden, werden zu der Zeit, wo die Brustflossenmuskulatur ihre Ursprünge weiter caudal am Rumpfe ausdehnte (S. 310), oder bei den Tieren, bei welchen die Brustflosse nach vorn gewandert ist (Spinaciden, S. 318), einst jener Muskelmaterial geliefert haben. Insofern verdienen meine Ausführungen über die Genese der Interpterygialzone eine geringe Einschränkung. Der Hauptanteil fällt trotzdem der Beckenflosse zu, und dies veranlaßte mich, zunächst nur diesen zu berücksichtigen.

Bei Pristis, dem einzigen Rochen, mit deutlich entwickelter Interpterygialzone (32.—34. Metamer), ist die Brustflosse in ihrem vorderen Teil stark rudimentär. Das Skelett ist auf sehr kleine und weit auseinanderstehende Radien reduziert (Gegenbaur, 1870) und der Seitenwand des Kopfes eingelagert. Die Funktion dieses Teiles des Propterygiums ist dadurch verloren gegangen. Da

außerdem der Plexus cervico-brachialis des Sägefisches Elemente umschließt, welche bei anderen Rochen durch den Schultergürtel (diazonal) verlaufen und daher bei ihm auch einmal in den Schultergürtel eingeschlossen gewesen sein mögen (S. 292), halte ich eine mit der Reduktion des Vorderrandes der Brustflosse einhergehende Verschiebung der ganzen Vordergliedmaße bei Pristis für wahrscheinlich und erkläre mir dadurch größtenteils seine Interpterygialzone (vergl. folgendes Kapitel S. 348).

2. Der Plexus lumbalis (s. pelico-pterygialis anterior, Nervus collector v. Davidoff's).

Ueber den Plexus der vordersten Beckenflossennerven (N. collector) sind mir nur Angaben von seinem Entdecker, v. Davidoff, aus der Litteratur bekannt. Nach ihm setzt sich derselbe unter den Squaliden (1879, S. 468, 469) zusammen bei Acanthias aus Aesten des 31.—39. Spinalnerven, bei Triakis des 31.—34., bei Galeus des 32.—35., bei Heptanchus des 34.—36., bei Scyllium des 25. und 26., bei Carcharias des 27. und 28. Die seriale Ziffer des vordersten Plexuskomponenten schwankt nach diesen Zahlen zwischen dem 25. (Scyllium) und 34. Spinalnerven (Heptanchus), die Anzahl der den Collector bildenden Nerven zwischen 2 (Scyllium, Carcharias) und 9 (Acanthias). Bei Chimaera besteht der Plexus nach demselben Autor aus Aesten des 22.—24 Spinalnerven (1879, S. 481), bei Ceratodus des 19.—30. (?) Nerven (1883, S. 138, 139).

Der Plexus lumbalis liegt bei Squaliden in den meisten Fällen ganz oder zum Teil außen von der Vena parietalis, zwischen ihr und der Bauchmuskulatur. Ich fand nur einmal (bei Centrina) den Plexus mit einem starken Ast auf eine kurze Strecke in die Bauchmuskulatur tief eingebettet. Aber auch hier erreichte er vor dem Becken wieder die Innenfläche derselben, welche er gewöhnlich gar nicht verläßt.

Die Arteria parietalis hat keine konstante Lage zum Plexus. Sie ist häufig zwischen den Aesten desselben hindurchgeflochten und liegt bald lateral, bald medial von den einzelnen Aesten (Taf. XI, Fig. 1).

Ich erwähnte schon (S. 325), daß der Plexus häufig aus Haupt- und Nebennerven (accessorischen Aesten) besteht. Erstere sind Beckenflossennerven, letztere Aeste der Intercostalnerven, welche den ventralen Teil der Rumpfmuskulatur versorgen und nur auf kürzere Strecken mit ersteren durch das perineurale Bindegewebe vereinigt sind. Auch die Hauptstämme der Intercostalnerven, welche der Bauchmittellinie zustreben und die eben-

falls zwischen Vena parietalis und Rumpfwand liegen, sind da, wo sie den Plexus kreuzen, mit ihm bindegewebig vereinigt. Es bedarf deshalb häufig großer präparatorischer Sorgfalt, um das Geflecht des Plexus zu entwirren.

Die Intercostalnerven liegen bei demselben Tier bald medial, bald lateral vom Plexus. Häufig spaltet sich auch der Plexus dort, wo ein Intercostalnerv ihn kreuzt, und läßt ihn durch den Schlitz hindurchtreten (Taf. XIII, Fig. 1).

Selten ist der Plexus ein einheitlicher Stamm, ein einziger Nervus collector, wie wir ihn beim Plexus brachialis finden. Nur Prionodon und Zygaena zeigten mir einen solchen. Häufiger sind kleine Verästelungen und Wiedervereinigungen während des ganzen Verlaufes (z. B. Heptanchus, Taf. XI, Fig. 1) oder eine von vorn nach hinten zunehmende Verschmelzung der anfangs weit verästelten Zweige zu einem kurzen Endstamm (z. B. Chlamydoselachus, Taf. XIII, Fig. 1) oder schließlich eine völlige Spaltung des Plexus in mehrere größere Stämme von verschiedener metamerer Zusammensetzung (z. B. Spinax, Taf. XI, Fig. 5, Chimaera, Taf. X, Fig. 4).

Im letzteren Fall liegt meist einer der Stämme neben der Vena parietalis, der oder die anderen weiter dorsal (Spinax). Manchmal liegt auch der ganze Plexus in einiger Entfernung von der Vene (Chlamydoselachus).

Alle diese vielen Mannigfaltigkeiten haben offenbar nur sekundäre Bedeutung.

Die Dicke der Komponenten des Plexus ist eine sehr verschiedene. Am dicksten und zwar ganz oder annähernd so dick wie die Rr. pterygiales communes der folgenden dia- und metazonalen Flossennerven sind die letzten Nerven, die in ihn eintreten. Nach vorn nimmt die Dicke seiner Komponenten ganz allgemein allmählich ab und wird schließlich bei den großen Geflechten so gering, daß sie nur aus einzelnen Primitivfasern (im histologischen Sinn) bestehen und mikroskopische Feinheit besitzen. In solchen Fällen ist die vordere Grenze mit den heutigen Hilfsmitteln nicht genau bestimmbar (s. Heptanchus, S. 325). Es beweist die allmähliche Abnahme der Dicke der Rr. pterygiales gegen den Interpterygialraum hin auch die ursprüngliche Zusammengehörigkeit beider. Bei Chimaera und Ceratodus sind gleichfalls die vordersten Aestchen des Plexus lumbalis von großer Feinheit. Auch bei ihnen ist deshalb die rostrale Grenze keine absolute, sondern Nerven des Interpterygialraumes sind wie bei

Squaliden ursprünglich auch mit Aesten zum Collector der Beckenflosse versehen gewesen.

Die metamere Verteilung der Komponenten des Plexus bei den von mir untersuchten Tieren ist aus der folgenden Liste zu ersehen.

Chimaera	Ceratodus	Spinax	Prionodon	Scymnus	Acanthias	Centrina	Rhina [1]	Heptanchus	Odontaspis	Chlamydoselachus	Zygaena	Pristis
19.												
20.	20.											
21.	21.											
22.	22.											
23.	23.			23.								
24.	24.	24.		24.								
25.	25.	25.		25.	25.							
	26.	26.		26.	26.							
	27.	27.	27.	27.	27.							
		28.	28.	28.	28.	28.						
		29.	29.	29.	29.	29.		29.				
				30.	30.	30.		30.				
					31.	31.		31.				
					32.	32.		32.				
					33.	33.		33.				
					34.	34.		34.				
					35.	35.	35.	35.		35.		35.
								36.		36.		36.
								37.		37.		37.
								38.	38.	38.		38.
									39.	39.		39.
									40.	40.		
									41.	41.		
									42.	42.		
									43.	43.		
									44.	44.		
										45.		
										46.		
										47.	47?	
										48.	48.	
											49.	
											50.	
											51.	
											52.	
											53.	
											54.	
											55.	

Der absoluten Zahl der den Plexus lumbalis zusammensetzenden serialen Aeste nach ordnen sich die oben genannten Fische folgendermaßen:

1) Da Rhina keinen Plexus lumbalis besitzt, setzte ich statt seiner den ersten diazonalen Nerven in die Liste.

3: Prionodon,
5: Pristis,
6: Spinax,
7: Chimaera, Odontaspis,
8: Ceratodus, Scymnus, Centrina,
9: Zygaena,
10: Heptanchus,
11: Acanthias,
14: Chlamydoselachus.

Auf Grund der Korrekturen, welche ich an den von v. Davidoff mitgeteilten Zahlen vornehmen muß, kann ich seinem Schluß, „daß bei denjenigen Gattungen, deren Becken am meisten nach hinten gerückt ist, . . . eine bei weitem größere Zahl der Rr. ventrales an der Zusammensetzung des ersten Extremitätsnerven (gemeint ist der Collector) teilnimmt“ als bei denjenigen, deren Becken weiter rostral liegt, in dieser allgemeinen Fassung nicht beistimmen. Chlamydoselachus hat z. B. den größten Plexus, Zygaena einen halb so kleinen und doch liegt der letztere metamer fast völlig caudal von dem ersteren. Der Plexus von Prionodon ist halb so groß wie der von Chimaera und liegt doch in serialer Beziehung in toto caudal von ihm.

Innerhalb enger verwandtschaftlicher Grenzen trifft jedoch die Ansicht v. Davidoff's einigermaßen zu. Bei Spinaciden hat Spinax den am weitesten vorn gelegenen und kleinsten Plexus, Scymnus einen etwas weiter caudal verschobenen und umfangreicheren, Acanthias den am weitesten hinten gelegenen und größten Collector. Centrina stimmt in der Lage mit Acanthias überein, in der Anzahl der Komponenten mit Scymnus, paßt also nicht genau in die Reihe hinein. Bei Carchariiden hat Prionodon den kürzeren und weiter vorn, Zygaena den längeren und weiter hinten liegenden Plexus.

Das Prinzip v. Davidoff's ist eine einseitige Verallgemeinerung eines an sich richtigen Faktors aus den die Größe des Plexus bedingenden Umständen. Andere halten ihm manchmal die Wage oder übertrumpfen ihn. So haben offenbar die primitiveren Familien der Haie bei der caudal gerichteten metameren Umbildung das Bestreben, die Beziehungen zu den ursprünglich sie bildenden, mehr vorn gelegenen Spinalnerven möglichst beizubehalten, während bei höher differenzierten Familien der Verlust viel früher sich vollzieht; denn die heptanchen und hexanchen Ver-

treter (Heptanchus, Chlamydoselachus) haben viel größere Collectoren als die pentanchen (Odontaspis, Zygaena, Pristis), trotz ihrer rostraleren Lage. Auch Spinax und Prionodon sind so zu verstehen (vergl. stets Liste S. 343). Ceratodus und Chimaera haben trotz der weit vorgeschobenen Lage doch einen stark entwickelten Plexus und haben auch in diesem Punkt ein primitives Merkmal bewahrt.

v. Davidoff hat in seinem Collector ein Argument für die Wanderung der Beckenflosse der Knorpelfische nach hinten erblickt. Denn durch ihn steht die Beckenflosse in Verbindung mit Metameren, die weit rostral vom vorderen Rand der Flosse liegen. Die einstigen Beziehungen des Plexus zu den Nerven der Interpterygialzone, die ich im vorigen Kapitel erwähnte, versetzen die ursprüngliche Lage der Beckenflosse noch weiter rostral, als es der Plexus in seiner jetzigen Gestalt vermag.

Balfour verhält sich skeptisch gegenüber der Beweiskraft der Plexus für Verschiebungen überhaupt, giebt aber letztere im Prinzip zu („there is, so far as I see, no reason in the nature of the lateral fin theory, why the pelvic fins should not have shifted“, p. 662, 1881). Er neigt jedoch mehr dazu, in dem Collector den Beweis einer Verschiebung nur des vorderen Flossenrandes zu sehen, sodaß nach seiner Meinung die Beckenflosse ursprünglich sehr viel größer gewesen und nachträglich auf ihre jetzige Gestalt zusammengeschrumpft sei. Die neueren Autoren [Haswell, Dohrn, Rabl, Wiedersheim, Mollier[1])] haben ungefähr gleiche Anschauungen, nur in viel bestimmterer Form geäußert (vergl. S. 305 u. ff.).

Führt man diesen Balfour'schen Gedanken durch, so erhält man ursprüngliche Größen der Beckenflosse, welche die der jetzt vorliegenden auf das Doppelte oder mehr ausdehnen und sie manchmal der Brustflosse vieler Rochen gleich erscheinen lassen.

---

1) Mollier erklärt die „Konzentration“ bei Mustelus durch eine stärkere Längenausdehnung des Rumpfes, „welche an den viel höheren Rumpfwirbelkörpern“ erkennbar ist (S. 70). Dieses Prinzip, centrale Verschiebungen zur Erklärung heranzuziehen, leitet bei konsequenter Durchführung in die Bahnen v. Jhering's. Denn nur für ganz kleine Collectoren reicht die Vergrößerung der Wirbel aus, für die größeren und größten müßten Interkalationen (-polationen) eingetreten sein.

Denn ich finde:

	nicht zum Plexus lumb. gehörende Bauchflossennerven	Plexusäste
bei Heptanchus	12	10
„ Spinax	7	6
„ Centrina	9	8
„ Zygaena	9	9
„ Chlamydoselachus	14	14
„ Acanthias	10	11
„ Scymnus	5	8

Laut dieser Zusammenstellung würden Heptanchus, Spinax und Centrina, falls der Collector einem durch Reduktion bis auf die wenigen zu ihm gehörigen Muskelrudimente verloren gegangenen Teil der Bauchflosse entspräche, eine fast genau, Zygaena und Chlamydoselachus eine genau doppelt so große Hintergliedmaße besessen haben, bei Acanthias wäre sie ein wenig, bei Scymnus beträchtlich größer gewesen als bei den recenten Formen. Die Flosse des Chlamydoselachus würde aus 28 Metameren bestanden und an Größe die Brustflosse von Torpedo (27 Metameren) übertroffen haben und der von Rhinobatus (31 Metameren) nahe gekommen sein. Rechne ich aber den größten Teil des Interpterygialraumes noch zu dem Plexus lumbalis hinzu, wozu ich nach meinen Ausführungen im vorhergehenden Kapitel berechtigt bin, so resultieren ursprüngliche Größen der Bauchflosse, welche sich mit den höchstdifferenzierten Rochenbrustflossen messen könnten.

Von solch ungeheurer Größe der Bauchflosse bei den Vorfahren der recenten Squaliden hat weder die Paläontologie noch die Ontogenie Dokumente bewahrt. Daß sie gar nicht bestanden haben können, dafür lassen sich ebenfalls gute Gründe anführen.

Der Plexus lumbalis spaltet sich nach v. Davidoff in einen R. sup. und inf. für den Hebe- und Senkmuskel wie alle Flossennerven. Von diesen verläuft nach ihm der R. inf. durch den vordersten Kanal des Beckenknorpels bei Squaliden (Acanthias, Heptanchus, Galeus, Scyllium, S. 464), und beide Aeste durch zwei Kanäle bei Chimaera. Bei Ceratodus giebt es keine Knorpelkanäle im Becken. Der Plexus verläuft metazonal bei ihm zur Flosse.

Bei den von mir untersuchten Squaliden geht der R. inf. des Plexus nicht immer durch einen Knorpelkanal. Ich finde ihn manchmal in prozonaler Lage. Doch ich werde im folgenden Kapitel nachweisen können, daß diese sekundär aus der diazonalen

entstanden ist. Der Ausscheidungsprozeß des Plexus aus dem Knorpel läßt sich Schritt für Schritt verfolgen (S. 352).

Ich stimme deshalb einer ursprünglich stets diazonalen (Selachier, Holocephalen) oder metazonalen (Ceratodus) Lage des Plexus bei. Sind nur Teile (R. inf.) desselben in den Knorpel eingeschlossen, so sind es doch solche, welche von sämtlichen Komponenten des Plexus Aeste enthalten, also auch vom vordersten Plexusnerven und allen folgenden. Daraus folgt aber, daß das Becken in seinem rostralen Teil keine Reduktion erlitten hat, sondern daß es mindestens einmal so weit vorn in der Rumpfwand bei dem Vorfahren eines jeden Haies und Dipnoers gelegen haben muß, wie der Plexus nach vorn reicht. Entweder ist es zu jener Zeit sehr viel breiter gewesen (Mollier, S. 126), und die jetzige schmale Form durch eine Reduktion des caudalen Randes entstanden, oder es besaß nur eine geringe craniocaudale Ausdehnung. Im nächsten Kapitel werde ich zeigen, daß die breiteren Becken mit vielen Nervenlöchern aus den schmalen mit wenigen sich ableiten lassen, und daß bei Ceratodus der Mangel der Knorpelkanäle ein primitiver ist. Es sprechen keinerlei Thatsachen für ein ursprüngliches breites Becken der Paläichthyer, und wenn man die Konsequenzen jener Auffassung durchdenkt, so führt sie dazu, Knorpelpanzer in der ventralen Rumpfwand von wahrhaft monströser Größe zu supponieren [1]).

Der Einschluß des vordersten Plexusnerven in den Beckenknorpel oder gar sein metazonaler Verlauf beweisen nur, daß das Becken in allen phylogenetischen Wandlungsprozessen stets dort gelegen hat, wo es auch heute bei allen Paläichthyern liegt: am vorderen Rand der Flosse [2]). Es ist deshalb aus mechanischen Gründen unmöglich, daß die Beckenflosse einmal eine Größe ähnlich derjenigen der Rochenbrustflosse gehabt haben könnte. Immer liegt bei jenen großen Flossen der Stützapparat, der Schultergürtel, annähernd in der Mitte, und gleichmäßig sind nach vorn und hinten von ihm die Skelett- und Muskelmassen der Flosse verteilt. Nie findet man den Träger der ganzen Flosse an einem Rande stationiert, eine Stellung, welche mechanisch die allerungünstigste wäre.

1) Denkt man z. B. an Chlamydoselachus, so müßte dieser Knorpelpanzer sich über mindestens 14, bei Einrechnung des Interpterygialraumes über mehr als 30 Metameren erstreckt haben.

2) Rhina macht eine Ausnahme, auf die ich weiter unten zurückkomme.

Ich halte deshalb den Gedanken Balfour's von der Beweiskraft des Collectors für eine einst größere Beckenflosse für widerlegt durch den Vergleich der thatsächlichen Ausdehnung desselben bei verschiedenen Paläichthyern und durch sein Verhalten zum Becken[1]). Die Muskulatur hat freilich ihrer Innervation nach eine große Basis, aber die Verbindung der Flosse mit dem Rumpf bestand nie gleichzeitig, sondern veränderte sich successive mit Ausschaltung vorderer und entsprechender Aufnahme hinterer Myomeren. Nur Rhina hat die vordersten Teile der Beckenflossenmuskulatur in seinen Portiones anteriores, wenn auch in reduziertem Zustand, bewahrt. Entsprechend der weit nach vorn entwickelten Beckenflosse (das Propterygium ist weitaus am größten und radienreichsten von allen Knorpelfischen, vergl. Gegenbaur, 1870, Taf. XV) ist der rostrale Teil des Muskels noch in Funktion geblieben, als die ganze Extremität schon über seine Ursprungsmetameren hinaus nach hinten gewandert war. Diejenigen Fasern jedoch, welche den Knorpel der Flosse nicht mehr erreichen, sind auch hier schon rudimentär und bei allen übrigen Knorpelfischen um so eher gänzlich verschwunden, als das Propterygium schwächer entwickelt ist.

Ich stimme also v. Davidoff's Ansicht bei, daß der Verschiebungsprozeß, welcher den Plexus lumbalis entstehen ließ, in einer Wanderung der ganzen Hintergliedmaße nach hinten bestand. Es bedürfen aber noch diejenigen Fälle einer Erklärung, wo der Plexus nicht besteht und doch an einer solchen Wanderung nicht zu zweifeln ist.

Die Rochen besitzen weitaus ihrer Mehrzahl nach keinen Collector. Nur Pristis hat einen solchen. Der Sägefisch ist der einzige Roche unter den von mir untersuchten Fischen, bei welchem ein Interpterygialraum besteht. Bei Rhinobatus stehen auch die beiden Flossen weiter als bei anderen Batoiden auseinander, eine Interpterygialzone findet sich aber nicht. Würde bei ihnen ein Collector bestehen, so würden nicht nur von einem Nerven, wie in einigen Fällen, sondern von mehreren oder gar vielen Spinalnerven Aeste zur Brust- und zur Bauchflosse verlaufen, es würde eine starke Verschränkung der Innervationsgebiete der beiden Gliedmaßen bestehen müssen. Diese kommt

1) Ich habe in diesem Kapitel nur das Notwendigste über dieses mitgeteilt und verspare alle Details für den folgenden Abschnitt.

aber bei Knochenfischen selbst dann nicht zustande, wenn die Bauchflosse vor die Brustflosse gewandert und zur Kehlflosse geworden ist. Auch hier giebt nach den vorliegenden Untersuchungen höchstens der Grenznerv Aeste zu beiden Flossen (Uranoscopus, Lepidoleprus). Dieser Analogiefall macht es verständlich, daß bei Rochen der Plexus ebenfalls fehlt. Pristis mit seinem Plexus aber beweist, daß er sich erhält oder von neuem bildet, wenn die Brustflosse nicht in dem Maß nach hinten wandert wie die Beckenflosse. Es ist deshalb auch möglich, daß die Interpterygialzone von Pristis nicht ganz durch die rostrale Verschiebung der Brustflosse, sondern zum Teil durch den Schwund der vordersten Plexusäste der Beckenflosse entstanden ist. Eine genaue Abgrenzung ist kaum möglich.

Rhina ist der einzige Squalide, welcher keinen Plexus lumbalis und auch kein Rudiment eines solchen aufweist. Das Skelett der Beckenflosse ist das einzige, welches in der starken Ausbildung des Propterygiums einen Typus besitzt, welcher dem Brustflossenskelett derselben Species und dem der Rochen ähnlich ist. Die Muskulatur dieser Beckenflosse unterscheidet sich jedoch von derjenigen der ähnlich gebauten Brustflossen dadurch, daß ihre Ursprünge nicht auf die Basalia des Skelettes beschränkt sind, sondern an die Bauchwand sich anheften (Taf. XII, Fig. 6). Die Muskeln der Bauchflosse besitzen eine weit größere Unabhängigkeit vom Skelett, und infolgedessen können auch ihre Nerven unabhängig von diesem sich verschieben je nach der Lage, welche die Muskelfasern, zu denen sie verlaufen, am Rumpf einnehmen. Im anderen Fall (Rochenbrustflosse) sind die Nerven wie die Muskeln an das Skelett gebunden und erstere gezwungen, den Umweg durch den Hauptkanal des Schultergürtels zu machen. Der Beckengürtel hat sich bei Rhina caudalwärts verschoben, wie bei allen Squaliden. Da aber die Muskulatur am Vorderrand der Flosse nicht wie bei jenen bis auf geringe Reste, welche die Wanderung mitmachten, atrophierte, sondern in loco liegen blieb und, wenigstens eine Zeitlang, am Propterygium Insertionspunkte gewann und dessen Ausbildung begünstigte, so sind auch die vorderen Nerven nicht dauernd in den Beckenknorpel eingeschlossen worden, sondern durch diesen hindurch gewandert (wie es der Plexus selbst manchmal auch thut, s. S. 352). Deshalb liegen sie prozonal und bilden keinen Plexus. Dieser Bildungsmodus ist geeignet, die Ursache des Mangels prozonaler Nerven für die Brustflosse aller Paläichthyer zu erklären.

3. Beziehungen der Spinalnerven zum Beckengürtel.

Die Zahl der Nervenkanäle im Beckengürtel der Squaliden beträgt nach v. Davidoff (1879, S. 454) meistens 2 (Acanthias, Heptanchus, Galeus, Scyllium). Bald kommt es zur Verschmelzung dieser Löcher zu einem (Triakis) oder zum Verschwinden eines derselben (Carcharias). v. Davidoff führt dies auf, am caudalen Rande beginnende Reduktionen der Beckenplatte zurück. Thacher (1876, S. 305 u. Taf. LX, Fig. 69) hat bei Odontaspis americanus 3 Nervenkanäle gefunden. Garman (1885, Plate XI) bildet bei Chlamydoselachus acht in einer Reihe mit ungleichen Abständen voneinander gelegene Löcher in der Beckenplatte beiderseits ab. Wiedersheim (1892, S. 31, 32) reproduziert die Garman'sche Originalabbildung. Doch weist die Beckenplatte bei ihm (Fig. 15, Taf. II u. S. 32) auf der einen Seite nur 6, auf der anderen 7 Foramina auf. Er selbst findet bei Squaliden 1 (Scyllium) oder 2 (Heptanchus) Kanäle. Mollier erwähnt bei Mustelus einen Kanal (1893, S. 68). Für Raja batis giebt Wiedersheim (S. 33) 2 Löcher an. Bei Torpedo findet Mollier (1893, S. 58) in der Beckengürtelanlage von Embryonen 3 Nervenlöcher und sagt von ihrer Entstehung: „Indem diese Vorknorpelspange (Basipterygium) proximal der Leibeshöhle, oder sagen wir besser, den ventralen Abschnitten der Rumpfmyotome sich nähert, umgiebt sie 3 in die Flosse eintretende Nerven und zwar dicht unterhalb ihrer Teilungsstelle, so daß der dorsale Ast eines jeden über, der ventrale durch die Skelettanlage zur Flosse verläuft." Später bildet sich ein dorsaler Fortsatz (Ilium) aus, „welcher in seiner Basis den vierten Spinalnerven der Flosse bereits umschließt" (S. 59 u. Fig. 30). Wir lernen aus dieser Schilderung den Modus der Entstehung der Nervenkanäle wiederum als eine sekundäre Umwachsung kennen und finden andererseits bei einem der Nervenkanäle (dem zweiten) einen zugehörigen dorsalen oder oberen Kanal. Während die beiden anderen, der vorderste und hinterste, wie sämtliche Kanäle der Squaliden nur unteren Teilkanälchen der gleichen Bildungen im Schultergürtel zu vergleichen sind, haben wir es bei diesem mit einem Kanalsystem zu thun, wie es auch im Schultergürtel bei Rochen vorkommt, dem an der Vollständigkeit nur der gemeinsame innere Anfangsteil fehlt.

Bei Chimaera hat Gegenbaur 2 Kanäle, einen Canalis I sup. und I inf. abgebildet (1870, Taf. XVI, Fig. 22), während v. Davidoff in der Mehrzahl der Fälle 4 Kanäle, I^v und I^d sowie II^v und II^d, beobachtete, einzelne Male aber Gegenbaur's Befund bestätigen konnte (S. 471). Er glaubt durch den Nervenbefund nachweisen zu können, daß beim Bestehen nur zweier Kanäle diese aus vieren verschmolzen sind (S. 483).

Ceratodus hat, wie schon erwähnt, keine Knorpelkanäle (v. Davidoff).

Im Beckengürtel der Selachier und Holocephalen giebt es nicht wie im Brustgürtel Kanäle, welche eine mediale Oeffnung

haben, im Knorpel sich spalten und an der lateralen Oberfläche mit einem dorsalen und einem ventralen Loch endigen. Die Kanäle sind sämtlich ungeteilt und liegen entweder alle in einer horizontalen Reihe (alle Squaliden), oder es giebt dorsale und ventrale Kanälchen (Holocephalen, Rochen). Die ersteren durchsetzen Aeste, welche den Senkmuskel der Bauchflosse versorgen. Sie sind deshalb zu vergleichen mit den Canales inferiores des Schultergürtels (bei Centrina, Scymnus, Spinax). Durch letztere verlaufen je Rr. superiores und inferiores der Flossennerven. Sie entsprechen somit den Kanälchen des Schultergürtels mancher Rochen, welche ein gemeinsames mediales Kanalstück nicht haben (Pristis, Trygon; accessorische Kanälchen von Torpedo, Rhinobatus, Raja).

Die Anzahl der Kanälchen ist eine recht verschiedene. Ich stelle meine Befunde zusammen und ordne die wichtigsten der mir aus der Litteratur bekannten zwischen sie ein (D. = v. Davidoff, G. = Gegenbaur, M. = Mollier, Th. = Thacher, W. = Wiedersheim, B. = Braus).

Ventrale Kanäle:

einer: Holocephalen: Chimaera (G. u. D.),
Spinaciden: Acanthias (B.), Scymnus (B.),
Scylliiden: Scyllium (W.),
Carchariiden: Prionodon (B.), Carcharias (D), Zygaena (B.), Mustelus (M.),

zwei: Holocephalen: Chimaera (D. u. B.),
Notidaniden: Heptanchus (D., W. u. B.),
Spinaciden: Spinax (B.), Centrina (B.), Acanthias (D.),
Scylliiden: Scyllium (D.),
Lamniden: Odontaspis (B.),
Carchariiden: Galeus (D.),
Pristiden: Pristis (B.),
Rajiden: Raja batis (W.),

drei: Lamniden: Odontaspis (Th.),
Torpediniden: Torpedo (M. u. B.),
Rajiden: Raja clavata (B.), Raja vomer (B.),
Trygoniden: Trygon (B.),

vier: Rhinobatiden: Rhinobatus (B.),
Myliobatiden: Myliobatis (B.),

fünf: Rhiniden: Rhina (B.),

sechs: Chlamydoselachus (B.),

acht: Chlamydoselachus (G.).

Dorsale Kanäle:

einer: Holocephalen: Chimaera (G. u. D.),
Torpediniden: Torpedo (M.),
Rhinobatiden: Rhinobatus (B.),
Rajiden: Raja vomer (B.).
zwei: Holocephalen: Chimaera (D. u. B.),
Trygoniden: Trygon (B.),
drei: Myliobatiden: Myliobatis (B.).

Man kann unter diesen Kanälen bei Squaliden und Chimaera einen Hauptkanal und accessorische Kanäle unterscheiden. Denn durch das vorderste Loch begiebt sich der Plexus lumbalis, durch die folgenden verlaufen einzelne Nervenästchen, wie bei den gleichnamigen Kanälen des Schultergürtels. Unter den von mir untersuchten Squaliden verhalten sich so Centrina, Spinax und Odontaspis, welche außer dem Hauptkanal (I^v) noch ein accessorisches Kanälchen besitzen (II^v). Bei Chimaera finde ich dasselbe, nur sind hier auch die dorsalen Kanälchen vorhanden (I^v und I^d, II^v und II^d).

Bei anderen Squaliden ist im vordersten Loch nicht der Collector enthalten, sondern erst der folgende Flossennerv (Heptanchus, Acanthias). Doch giebt es zwischen den Fällen, wo der Plexus dia- und prozonal verläuft, Uebergänge. Bei Heptanchus und Acanthias fällt es in die individuelle Variationsbreite, ob im ersten Kanal ein Ast des Plexus oder des folgenden Nerven sich befindet. v. Davidoff fand nämlich in seinen Exemplaren im Foramen primum Plexusbestandteile, also einen typischen Hauptkanal. In meinem Exemplar von Heptanchus befindet sich am vorderen Beckenrand eine tiefe Rinne, in welcher der letzte Ast des Plexus (38.) fest eingebettet liegt (Taf. XI, Fig. 1). Dies ist offenbar der Rest des Hauptkanales, welcher nach vorn gewandert ist, bis er den rostralen Beckenrand erreichte. In meinem Exemplar von Acanthias ist er ganz verschwunden. Bei denjenigen Fischen, welche einen Hauptkanal besitzen, liegt dieser in verschieden weiter Entfernung vom rostralen Rande des Beckens. Bei Spinax besteht nur eine feine Knorpelspange zwischen ihm und letzterem, ebenso bei dem Acanthiasexemplar von v. Davidoff (1879, Taf. XXVIII, Fig. 2), bei Centrina ist der Zwischenraum relativ ein wenig größer, bei Odontaspis und Chimaera ist er beträchtlich.

Bei Pristis ist eine partielle Auslösung des Collectors aus dem Beckenknorpel erfolgt, ein Ast des letzten seiner Komponenten (39) ist aber noch in ein feines Kanälchen desselben eingeschlossen

(Taf. XV, Fig. 4 u. 5). Dieser Fall knüpft an solche an, wo schon innerhalb des Knorpels der Hauptkanal sich in zwei Löcher spaltet. Dies ist am deutlichsten bei Chlamydoselachus der Fall; denn dort gehen durch die beiden vordersten Foramina Aeste des Plexus lumbalis (Taf. XIII, Fig. 1; der Kanal *a* ist unter den Aesten des Plexus fast ganz verborgen; er liegt nicht genau in gleicher Höhe mit *b* und den folgenden, gleichfalls ein sekundäres Merkmal).

Bei Rochen (außer Pristis) und bei Rhina existiert kein Plexus lumbalis. Es ist infolgedessen kein Kanal als Hauptkanal vor den anderen durch den Reichtum an Nerveneinschlüssen ausgezeichnet.

Unter den accessorischen Kanälchen giebt es dieselben Verschiebungen wie beim Hauptkanal der Squaliden. Bei Chlamydoselachus findet sich in meinem Exemplar am hinteren Rand eine Rinne, in welcher der R. pteryg. inf. des 53. Spinalnerven liegt. In dem von Garman abgebildeten Becken sind zwei Löcher mehr als in meinem Präparat vorhanden. Wahrscheinlich ist dort jener Nerv ganz in den Beckenknorpel eingeschlossen. Bei Torpedo fand Mollier bei seinem Stadium C die Nerven 31, 32 und 33 mit unteren Aesten durch die ventralen Löcher der Beckenknorpelanlage hindurchtreten. Bei meinem ausgewachsenen Exemplar sind es Aeste von 32, 33 und 34 (Textfig. 1, S. 331). Der vorderste Ast ist verschwunden, ein hinterer dafür neu aufgenommen. Wie dieser Prozeß verläuft, läßt sich am Foramen dorsale von Torpedo verfolgen. Das Stadium C von Mollier besitzt einen ausgebildeten Knorpelkanal (1893, Taf. VII, Fig. 30). Das fertig entwickelte Tier hat am vorderen Rand des Processus iliacus nur eine seichte Rinne, in welcher ein Ramus pteryg. sup. liegt (Taf. XV, Fig 7). Es ist aber nicht derselbe Kanal wie beim Embryo, welcher hier grade den rostralen Beckenrand erreicht hat, vielmehr schon der zweitfolgende, denn nicht der R. pteryg. sup. des 32. Nerven wie beim Embryo, sondern des 34. Nerven verläuft in ihm (Textfig. 1, S. 331). Im Proc. iliacus von Pristis ist kein Knorpelkanal vorhanden, aber in den caudalen Rand ist eine seichte Rinne eingegraben, in welcher ein R. pteryg. sup. liegt (Taf. XV, Fig. 5). Bei Raja vomer finde ich einen deutlichen Kanal im Proc. iliacus, bei Raja clavata ist keiner vorhanden.

Der Nervenbefund enthüllt noch weitere Umwandlungsprozesse. Bei Spinax geht durch den Hauptkanal außer dem R. inf. des Collectors noch ein zartes Aestchen des R. pt. inf. des folgenden Nerven (des 30.), während ein bedeutend stärkerer Ast isoliert durch

das erste Nebenkanälchen sich zur Flosse begiebt (Taf. XI, Fig. 5). Dieser Befund hat gewisse Aehnlichkeit mit einem bei Rhina, wo der vorderste Kanal in zwei Kanälchen gespalten ist; denn durch jedes der beiden ersten Kanälchen begiebt sich ein Aestchen des R. pt. inf. des 35. Spinalnerven (Taf. XII, Fig. 4). Denkt man sich, daß bei Spinax das Foramen des 30. Nerven eine ähnliche Spaltung erfahren hat und der vorderste sekundäre Kanal mit dem Hauptkanal verschmolzen ist, so begreift man, wie ein Ast von diesem Nerven dem Collector einverleibt worden ist.

Verschmelzungen von accessorischen Kanälchen sind beim Beckenknorpel sehr selten, wenn überhaupt vorhanden. Bei Rhinobatus verlaufen durch den 3. ventralen Kanal die Rr. pt. inf. des 36. und 37. Spinalnerven (Taf. XIV, Fig. 5). Ich betonte aber schon bei der Beschreibung der accessorischen Kanälchen des Schultergürtels, daß solche Nervenverschmelzungen bestanden haben können, ehe die Umschließung durch den Knorpel erfolgte, daß aus ihnen nicht auf die sekundäre Vereinigung einst reell vorhandener isolierter Kanäle geschlossen werden darf (S. 279). Dafür liefert Pristis einen Beleg. In der Rinne seines Beckenknorpels (am caudalen Rand) liegt ein Nervenstamm, der sich aus dem R. pt. inf. des 40. und 41. Spinalnerven zusammensetzt. Es bedarf nur noch einer geringen Verschiebung des Beckengürtels nach hinten bis zur völligen Umschließung dieses Doppelnerven[1]).

Bei Chimaera ist im individuellen Fall durch v. Davidoff eine Verschmelzung des ventralen und dorsalen accessorischen Kanals mit den gleich gelegenen Hauptkanälen angenommen worden. Doch könnte es sich auch in den Fällen, wo zwei dorsale und zwei ventrale Kanäle vorkommen, um eine sekundäre Spaltung des Hauptkanals handeln (siehe nächstes Kapitel, S. 373)[2]).

In manchen Beckenknorpeln findet man nur einen Haupt-, keinen Nebenkanal. Bei Pristis ist außer dem Rest des Hauptkanals noch die erwähnte Rinne am caudalen Rand vorhanden. Bei den meisten Carchariiden und bei Scymnus ist keine Spur eines accessorischen Kanälchens zu bemerken. Bei Galeus dagegen beschreibt v. Davidoff einen deutlichen Nebenkanal. Daß es sich,

---

1) Bei Triakis ist es deshalb auch nicht nötig, eine Verschmelzung von Kanälchen anzunehmen (v. Davidoff).

2) Auf die Nerveneinschlüsse komme ich im nächsten Kapitel zurück. Sie haben bei Chimaera eine besondere Form und Bedeutung.

wie dieser Autor meint, um eine Reduktion des Beckenknorpels handelt, welche am caudalen Rand stattfindet und mit der Verschmälerung zugleich das Verschwinden des Nebenkanals in jenen Fällen erklärt, halte ich auch für wahrscheinlich und zwar deshalb, weil es sich bei den höchstdifferenzierten und jüngsten Haiformen (Carchariiden) findet und bei solchen Tieren (Scymnus, Pristis), deren Verwandte alle mehr als einen Kanal aufweisen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß das Vorhandensein nur eines Kanals bei den genannten Tieren das Primäre ist (ich glaubte deshalb Pristis in dem Sinne, in dem ich ihn oben als Beispiel erwähnte, vorläufig belassen zu dürfen).

Es wiederholt sich beim Beckengürtel im wesentlichen dasselbe Bild in der Ausbildung der Nervenkanäle und ihrer Einschlüsse wie beim Schulterbogen. Die Kanäle umfassen freilich meist nur die ventralen Aeste der Flossennerven, da der Beckenknorpel bei den betreffenden Fischen keinen dorsalen Fortsatz (Proc. iliacus) besitzt. Giebt es einen solchen (Rochen, Chimaera), so bestehen auch ein oder mehrere dorsale Kanäle, oder aus Nervenrinnen ist ihre ehemalige Existenz zu erschließen.

Es giebt einen Hauptkanal, d. h. ein Nervenloch, welches den Plexus lumbalis (R. ventr.) in sich birgt, ursprünglich überall da, wo ein solcher Plexus existiert (Holocephalen, Squaliden, Pristis). Dieser Kanal kann bei gleichzeitiger Existenz des Plexus fehlen, ist aber dann erst sekundär verloren gegangen, indem er bis zum rostralen Rand des Beckenknorpels vorwanderte, zur Nervenrinne (Heptanchus) wurde und schließlich ganz verschwand (Acanthias). Nur bei Ceratodus existiert er nicht, wie es überhaupt keinen Nervenkanal trotz des starken Collectors dort giebt. Der Hauptkanal kann sich sekundär in zwei Kanäle spalten (Chlamydoselachus, wahrscheinlich Pristis).

Die Nebenkanäle fehlen manchmal ganz (Carchariiden, Scymnus, Chimaera), entweder weil die bestehenden in den Hauptkanal aufgenommen sind und keine neuen sich gebildet haben (v. Davidoff: Chimaera), oder weil wahrscheinlich Substanzverluste am hinteren Rand der Beckenplatte eingetreten sind (Carchariiden, Scymnus). Meistens ist bei Squaliden und Holocephalen einer vorhanden oder bei Squaliden auch zwei. Dies ist so schwankend, daß es in die individuelle Variationsbreite fällt (Heptanchus, Odontaspis). Nur einmal sah ich drei bei Squaliden (Rhina) und einmal vier mit der Anlage zu einem fünften (Nervenrinne; Chlamydoselachus). Auf wie viel die Anzahl speciell der accessorischen Kanälchen

bei Chlamydoselachus steigen kann (Garman's Abbildung), ist ohne Kenntnis der Nerveneinschlüsse nicht zu entscheiden.

Bei Rochen ist der Plexus lumbalis verloren gegangen und mit ihm der Hauptkanal. Denn wo bei Squaliden der Plexus aus dem Schultergürtel herausgetreten ist, geschah dies durch eine Verschiebung des Knorpelkanals bis zum vorderen Rand (Heptanchus). Es scheidet nicht nur der Einschluß des Kanals aus dem Knorpel (etwa auf dem Wege der ontogenetischen Variation) aus, sondern Kanal und Inhalt verlassen den Knorpel gemeinsam. So ist es auch bei Pristis, wo der eigentliche Plexus und mit ihm der größte Teil des Hauptkanals aus dem Becken verschwunden sind. Wie dort jener prozonal liegt, so auch der erste Bauchflossennerv bei Torpedo. Die Kanälchen des Rochenbeckens sind deshalb accessorischen Kanälchen vergleichbar. Wie bei dem Schultergürtel schwanken sie erheblich an Zahl. Die dorsalen und ventralen Kanäle verschmelzen nie, wie auch dort in der größten Mehrzahl der Fälle, zu einem gemeinsamen medialen Anfangsstück, und dorsale und ventrale Kanäle korrespondieren noch weniger als dort miteinander (s. unten). Bei Pristis giebt es keine accessorischen Kanäle, doch existiert statt ihrer eine dorsale und ventrale Nervenrinne; ob progressiven oder regressiven Charakters, möchte ich nicht entscheiden. Meist sind 3 ventrale vorhanden, selten 4 (Rhinobatus, Myliobatis). Im allgemeinen haben die Rochen also mehr accessorische Kanälchen als die Squaliden. Die Maximalzahl bei letzteren ist jedoch nicht kleiner, eher ein wenig größer (Nervenrinne bei Chlamydoselachus, Garman's Figur). Die dorsalen Kanälchen finde ich in Ein-, Zwei- oder Dreizahl. Ist keines vorhanden, so ist es sekundär verschwunden (Torpedo, Raja clavata).

Mit der schrägen (ascendenten) Stellung des Beckengürtels hängt es zusammen, daß die Einschlüsse der dorsalen Kanälchen, wie häufig beim Schultergürtel, metamer nicht übereinstimmen mit denen der ventralen. Erstere sind gegen letztere caudalwärts verschoben. Es geht nämlich:

	durch den ersten ventralen Kanal ein Ast vom	durch den ersten dorsalen Kanal ein Ast vom	
bei Torpedo	32.	(34.)	Spinalnerven
„ Rhinobatus . . .	34.	38.	„
„ Raja vomer . . .	49.	51.	„
„ Myliobatis . . .	50.	54.	„
„ Trygon	60.	62.	„

Man kann aus der Uebereinstimmung der Kanäle des Beckengürtels in allen wesentlichen Punkten mit denen des Schulterbogens auf die gleichen Entstehungsursachen bei ersteren wie bei letzteren schließen. Auch bei der Beckenflosse findet sich bei Selachiern und Holocephalen ein Propterygium (GEGENBAUR, 1870), welches lateral mit dem Becken artikuliert, und nur bei diesen sind auch immer Nervenkanäle vorhanden. Bei Dipnoern (Ceratodus) hängt nur das Stammglied des Hauptstrahles mit dem Becken zusammen, und trotz ausgedehnter Verschiebung der Hintergliedmaße nach hinten giebt es keine Kanäle im Knorpel[1]). Es muß wie bei der vorderen Gliedmaße zu der Wanderung der Extremität nach hinten noch eine Verschiebung innerhalb der Flosse nach vorn (Artikulation von Strahlen am lateralen Rand des Stützbogens, Propterygium) hinzutreten, damit die Nerven in den Knorpel einschneiden.

Während aber bei der vorderen Extremität der Hauptkanal nie fehlt, falls überhaupt Kanäle vorhanden sind, kommt dies bei der hinteren bei Squaliden hin und wieder, bei Rochen fast regelmäßig vor. Ueber die Ursache giebt der Verlauf der prozonalen Nerven Auskunft. Wie erwähnt (S. 322), versorgen diese bei Rhina solche Gliedmaßenmuskeln, welche mit ihren Ursprüngen und teilweise ihren Insertionen über das Skelett der Bauchflosse hinausragen und rostral von ihm am Rumpfe liegen. Bei der Brustflosse kann eine solche Lage nicht eintreten. Denn dort entspringen die rostralen Muskeln nur vom Skelett des Schulterbogens oder Propterygiums. Bei der Beckenflosse ist sie gewöhnlich. v. DAVIDOFF beschreibt oberflächliche ventrale und dorsale Muskelschichten bei allen von ihm untersuchten Squaliden, welch' erstere manchmal (Heptanchus), letztere regelmäßig von der Rumpfwand entspringen (1879, S. 454—463). MOLLIER findet Aehnliches bei Torpedo. Der Hebemuskel entspringt auch hier von der Rumpfwand, der Senkmuskel in seinem

1) Es ist nicht anzunehmen, daß diese vorhanden gewesen seien und etwa wie manchmal beim Schultergürtel von Spinax und Carcharodon dadurch verloren gingen, daß sie zum caudalen Rand wanderten und dort verschwanden. Denn das Becken von Ceratodus liegt ja noch völlig im Plexus lumbo-sacralis drin, der es rostral weit überragt. WIEDERSHEIM (1892, S. 39) glaubt, daß der Beckenabschnitt bei Ceratodus fehle, in welchem die Löcher sonst vorhanden sind, und erklärt ihren Mangel durch die geringe dorsale Ausdehnung des Beckengürtels. Warum sind sie denn dann im Schultergürtel nicht vorhanden? Darüber äußert sich der Autor leider nicht.

vorderen Teil von der Basis des cranialen Fortsatzes des Rochenbeckens (1893, S. 64). Liegt der Ursprung des vorderen Randes dieser Muskeln rostral vom Basale des Propterygiums, so wählt der 1. Flossennerv oder der Plexus lumbalis den kürzeren, den prozonalen Weg zu diesem seinen Endgebiet. Hier verspricht die Vergleichung der speciellen Innervation der Muskeln der Flosse selbst in Zukunft noch weitere Aufschlüsse.

Die Maximalzahl der accessorischen Kanälchen des Beckens ist nicht größer als bei dem Coracoid. Dort kamen bei Trygon 5 ventrale Löcher zur Beobachtung, hier bei Chlamydoselachus 4 mit der Anlage eines 5.[1]), dort gleichfalls bei Trygon 4 dorsale, hier bei Myliobatis deren 3. Die größeren Zahlen an accessorischen Kanälchen besitzen wie beim Brustgürtel durchschnittlich die Rochen. Während aber beim Brustgürtel der Squaliden accessorische Kanälchen nie in größerer Zahl, meist gar nicht und nur selten in Einzahl (Zygaena, Mustelus canis) oder Zweizahl (Hexanchus) sich finden, giebt es beim Beckengürtel zwar in der Mehrzahl der Fälle auch keinen, einen oder 2 Kanäle, ausnahmsweise aber auch mehrere. Rhina hat 3 accessorische Löcher, Chlamydoselachus 4 (bis 5)[1]), das Maximum, wie erwähnt, das überhaupt zur Beobachtung kommt.

Garman, Wiedersheim und Mollier sehen in der breiten Form des Beckens von Chlamydoselachus und dem Vorhandensein vieler Nervenlöcher die primitive Beckengestalt und leiten von ihr das schmale Becken der übrigen Squaliden durch Annahme einer Reduktion ab.

Wiedersheim (1892, S. 33) sagt von den Nervenlöchern: „Bei Chlamydoselachus endlich werden es 6—7, und vielleicht handelt es sich hier schon um eine sekundär erfolgte Verminderung einer ursprünglich noch größeren, vielleicht auf 11 oder 12 sich belaufenden Zahl.“ Nachweislich ist genau das Gegenteil der Fall. Von den beiden vordersten Kanälchen zeigte ich schon, daß sie durch Spaltung aus einem hervorgegangen sein müssen.

---

1) Garman's Befund ist ohne Kenntnis der Nerveneinschlüsse hier nicht zu verwerten (S. 355, 356). Würden bei jenem Exemplar, wie bei dem meinen, zwei Kanälchen dem Hauptkanal entsprochen haben, so wäre die Zahl der accessorischen Kanälchen gleich sechs gewesen und ein geringes Ueberwiegen der Maximalzahl der Beckenkanälchen gegenüber denen des Schulterbogens zu konstatieren.

Denn in jedem liegt ein Ast des Plexus lumbalis. Am hinteren Rand ist eine Nervenrinne vorhanden, die ich mit gutem Recht oben als ein im Entstehen befindliches Kanälchen bezeichnete. Denn GARMAN (1885, S. 14) sagt von seinem Exemplar: „the pelvis is about twice as long as wide.“ Genau dieselben Maßverhältnisse sind bei dem meinigen vorhanden. Da das GARMAN'sche Individuum $1^1/_2$ m[1]), das meinige nur wenig mehr als 1 m lang ist, so ist es klar, daß das Becken mit zunehmendem Alter nicht einseitig an cranio-caudalem Durchmesser zu- noch abnimmt. Die Kanäle aber sind beim jüngeren Exemplar an Zahl geringer (6—7) als beim älteren (8, GARMAN, Pl. XI). Daraus geht hervor, daß die Zahl der Kanälchen sich sekundär vermehrt und bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der Breite (cranio-caudalen Ausdehnung) des Beckens zunehmen kann. Die einzelnen Kanälchen liegen dann näher zusammen als in der jugendlichen Form. Bemerkenswert für die sekundäre Entstehung der Löcher sind auch die unregelmäßigen Abstände (GARMAN, Pl. XI, bei mir Taf. XIII, Fig. 1).

Die primitive Stellung von Chlamydoselachus, deren zahlreiche Merkmale ich voll anerkenne, kann mich nicht davon überzeugen, daß auch die Form seines Beckens und Zahl der Kanälchen eine primitive sein muß. Die außerordentliche Länge des Tieres (große Zahl der Segmente) und die weit nach hinten verschobene Lage der Beckenflosse (siehe weiter unten) gemahnen schon zur Vorsicht bei der Deutung der Strukturen letzterer. Außerdem ist in der Bauchmuskulatur eine hohe Differenzierung bei Gestaltung des Kieles und seiner Muskulatur nachzuweisen (S. 338). Schließlich hat das Becken auch selbst andere Eigentümlichkeiten, welche ich für hoch differenzierte halte. Es ist WIEDERSHEIM bereits aufgefallen (1892, S. 32 u. 33), daß in der Abbildung GARMAN's ein Basale nur bei den hintersten 12 Radien vorhanden ist. Dasselbe artikuliert mit dem Becken an dessen caudalem Rand. Am lateralen Rand sitzen die Radien (ebenfalls 12 bei GARMAN) direkt am Becken. Ein Basale findet sich nicht. Der Unterschied zwischen dieser Form der Flosse und der gewöhnlichen fällt sofort

1) 59,5 inches (S. 1). In der Figurenerklärung bei GARMAN steht bei Pl. I „entire figur“ offenbar irrtümlich $^1/_{15}$ nat. Gr. Soll es $^1/_5$ heißen, wie ich vermute, so würde nach dieser Angabe und nach entsprechender Vergrößerung der Zeichnung die Länge des Tieres fast 2 m betragen.

auf, wenn man etwa an die Beckenflosse von Heptanchus denkt (vergl. Garman, Pl. XI, Fig. 1, oder die Reproduktion bei Wiedersheim, Taf. II, Fig. 15, mit v. Davidoff, Taf. XXVIII, Fig. 1, oder Wiedersheim, Taf. II, Fig. 13). Wiedersheim spricht die Ansicht aus, daß das Basale im Beckenknorpel enthalten sei. Ich kann dafür ein Argument beibringen, das ich aus der Lage des von v. Davidoff bei Haien entdeckten Längsstammes herleite, den die Bauchflossennerven bilden, ehe sie sich mit ihren Aesten zwischen die Muskelfasern der Flosse begeben. Dieser Längsstamm liegt beim Hebe- und Senkmuskel auf dem lateralen Rand des Basale, entweder direkt auf ihm oder durch eine Muskelschicht von ihm getrennt über ihm (1879, S. 465—467, Taf. XXIX, Fig. 13, 15). Bei Chlamydoselachus dagegen liegt dieser Längsstamm der dorsalen Aeste auf dem Beckenknorpel nicht weit von den Nervenlöchern (Taf. XIII, Fig. 1; er ist dunkel gehalten; die Rumpfmuskulatur, die ihn und den lateralen Teil des Knorpels bedeckt, ist durchsichtig gedacht). Die sekundäre Verkürzung der Bauchmuskulatur in der Breitenausdehnung, welche durch ihre Einstülpung bei Entstehung des Kieles bedingt wurde, macht auch eine Verschmälerung des Beckens nicht unwahrscheinlich. Dieselbe hat vielleicht zu einer Verschmelzung von Basale propterygii und Becken geführt. Der Teil des Knorpels, auf welchem der Längsstamm liegt, wäre das ursprüngliche Basale. Die Längsleiste, welche Garman am Becken seines Exemplars an jener Stelle beschreibt und abbildet (das meinige besitzt sie nicht), könnte den Ort der Verschmelzung möglicherweise bezeichnen.

Es handelt sich hier nur um eine Vermutung, die, wenn in Zukunft durch weitere Argumente gestützt, im Chlamydoselachus-Becken ein differenziertes, nicht ein primitives Gebilde (wie Wiedersheim auf Grund derselben Annahme will) erblicken ließe, gerade so wie der Kiel nichts Primitives (Garman), sondern etwas einseitig und hoch Entwickeltes bei diesem Tiere ist.

Wenn Garman (S. 14) findet, daß bei einem Embryo (Heptanchus) das Becken in der relativen cranio-caudalen Ausdehnung um die Hälfte größer ist als beim erwachsenen Tier, so will ich gar nicht bestreiten, daß Einschmelzungen des Beckenknorpels bei Squaliden vorkommen. Schon v. Davidoff hat solche bei bestimmten Squaliden angenommen, und ich bin ihm darin bedingungsweise gefolgt (S. 355). Hält man aber, wie Mollier (S. 79), ein Becken

deshalb für primitiver als die anderen, weil es mehr „als drei in gleichen Abständen liegende Nervenkanäle“ enthält, so kommt man nicht nur dazu, das Chlamydoselachusbecken, sondern auch dasjenige von Rhina, Rhinobatus und Myliobatis für primitiver als alle anderen zu halten. Myliobatis, ein in jeder Richtung hochstehender Roche, würde in dieser Hinsicht primitiver sein als ein Spinacide oder Notidanide!

Die accessorischen Kanälchen des Beckenknorpels sind im Gegenteil ein sekundärer Erwerb wie diejenigen des Schultergürtels. Die geringere Zahl ist im allgemeinen die primitivere (Ausnahme wahrscheinlich Carchariiden etc.), die größere eine sekundäre Erscheinung. Sie kommt zustande durch eine Verschiebung des Flossenskelettes am lateralen Rande des Beckens nach vorn (Propterygium) und kann ohne beträchtliche cranio-caudale Verbreiterung des Beckens eintreten (Rhina) oder mit einer solchen einhergehen (Chlamydoselachus). Im ersteren Fall liegen die Kanälchen nur enger zusammen als gewöhnlich (Taf. XII, Fig. 4), im letzteren bewahren sie große Abstände voneinander (Taf. XIII, Fig. 1). Ein Zusammenhang zwischen Breite des Beckens und Zahl der Kanäle kann bestehen, braucht aber nicht vorhanden zu sein. Eine segmentale Rekonstruktion würde zu Ungeheuerlichkeiten führen (S. 347).

Wie der Hauptkanal beim Schultergürtel eine Marke abgiebt, welche parhomologe Nerven zu erkennen gestattet (den letzten in ihn eingeschlossenen Nerven, S. 276) und dadurch eine Uebersicht über die metamere Verschiebung der ganzen Extremität gewährt, so auch beim Beckengürtel der Squaliden und Holocephalen, wenn man in den Fällen, wo er verloren gegangen ist, eine Rekonstruktion versucht (Acanthias, Heptanchus). Ich stelle im folgenden eine Tabelle zusammen, in welcher der caudalste Hauptlochsnerv für die von mir untersuchten Squaliden und für Chimaera notiert ist. Die Rochen sind zum Vergleich danebengestellt und bei ihnen die ventralen Aeste gewählt, welche durch den ersten Knorpelkanal hindurchtreten (bei Pristis ein Teil des Hauptkanals [1]):

---

1) Darin liegt eine kleine Ungenauigkeit, da der erste Kanal meist nicht ein Teil des Hauptkanals ist. Sie liegt aber in der Richtung einer caudalen Verschiebung der serialen Zahl und thut daher den folgenden Schlüssen keinen Eintrag.

Chimaera	25	
	26	
	27	
Spinax	28	
Prionodon	29	
Scymnus	30	
	31	
	32	Torpedo
	33	
	34	Rhinobatus
Centrina, Acanthias, Rhina	35	
	36	
	37	
Heptanchus	38	
	39	Pristis
	40	
	41	
	42	Raja clavata
	43	
Odontaspis	44	
	45	
	46	
	47	
Chlamydoselachus	48	
	49	Raja vomer
	50	Myliobatis
	51	
	52	
	53	
	54	
Zygaena	55	
	56	
	57	
	58	
	59	
	60	Trygon

Die metamere Umbildung der Nerveneinschlüsse ist nur erklärbar als eine Folge der Verschiebung der ganzen Hintergliedmaße, da sie deren Träger, den Beckengürtel, betrifft. Aber wie bei der vorderen Extremität, so ist auch hier eine Untersuchung nötig, ob die Verschiebung eine gleich gerichtete ist, oder ob nicht auf Wanderungen nach hinten sekundär solche nach vorn gefolgt sind (siehe folgendes Kapitel).

Es ist auffallend, daß Torpedo bald auf Scymnus folgt. Manche Spinaciden und sogar Notidaniden (Heptanchus) haben Beckenflossen, die weiter caudalwärts verschoben sind als diejenigen

der niedersten Rochen (Torpedo, Rhinobatus). Man kann daraus für die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Batoiden und Squaliden so viel schließen, daß erstere unten an der Wurzel des Stammbaumes letzterer sich abgezweigt haben müssen. Denn eine sekundäre Vorwanderung der Beckenflosse z. B. bei Torpedo ist deshalb ausgeschlossen, weil in ihrer Ontogenese deutliche Spuren gerade des Gegenteiles erhalten sind (vergl. Textfig. 1, S. 331).

Auch in der maximalen Caudalverschiebung des Beckens stehen die Squaliden den Batoiden nur wenig nach (Zygaena und Trygon). Der hexanche Chlamydoselachus erweist sich wenig primitiv in diesem Punkt. Er steht zwischen Lamniden und Carchariiden, beides hochdifferenzierte Squalidengeschlechter.

4. Metazonale Nerven.

v. Davidoff (1879, S. 464 u. 469) findet bei Scyllium Aeste vom 28.—34., bei Carcharias vom 29.—35., bei Acanthias vom 41.—47., bei Triakis vom 36.—41., bei Heptanchus vom 38.—45. Spinalnerven hinter dem Becken zur Extremität verlaufen. Mollier giebt für einen älteren Embryo von Pristiurus 9 metazonale Nerven an (1893, S. 70, ohne seriale Bezeichnung).

Bei einem Torpedoembryo (Stadium C) liegt nach Mollier (S. 48 u. 152) der 34.—40. Nerv mit seinen Flossenästen metazonal, außerdem der dorsale Ast des 33. Spinalnerven. Bei Raja asterias ist der letzte metazonale Nerv nach Zimmermann (Mollier 1893, S. 73) ein Ast vom 50., bei Trygon pastinacca vom 71. Spinalnerven.

Bei Chimaera verlaufen Aeste vom 26.—32. Nerven hinter dem Beckengürtel zur Flosse (v. Davidoff, 1879, S. 482, 483).

Bei Ceratodus liegen nach demselben Autor sämtliche Extremitätennerven metazonal. Es sind 12. Der letzte ist wahrscheinlich (die seriale Zahl konnte nicht genau bestimmt werden) ein Ast des 30. Spinalnerven (1883, S. 138).

Die vordersten metazonalen Nerven sind als solche meistens unvollständig, da bald mehr bald minder viele Aeste von ihnen in den Beckengürtel eingeschlossen sind. Bei den Squaliden, bei welchen dorsale Löcher nicht vorhanden sind, verlaufen die oberen Aeste der Flossennerven manchmal sämtlich metazonal d. h. um die caudale Kante des Beckengürtels herum zu ihrem Endbereich (so bei Spinax, und Heptanchus), oder es trennt sich ein Teil der vorderen ab, um über den dorsalen Rand der Beckenplatte (oft an ihrem rostralen Ende) zur Flosse zu verlaufen. Die Grenze zwischen diesen und den h i n t e r dem Becken verlaufenden dorsalen Aesten fällt meist zusammen mit derjenigen zwischen diazonalen und

metazonalen ventralen Aesten derselben Spinalnerven. Nur bei Rhina gehen noch dorsale Aeste zweier Spinalnerven metazonal, deren ventrale Aeste diazonal verlaufen, und bei Odontaspis liegt die dorsale Grenze zwischen zwei oberen Aesten von Nerv 43, von denen einer am vorderen Rand des Beckens, der andere hinter dem caudalen Rand seinen Weg nimmt, während der letzte diazonale Nerv der R. inf. von 45 und der erste metazonale ventrale der R. inf. von 46 ist.

Die oberen Aeste, welche über den dorsalen Beckenrand verlaufen, sind vergleichbar den diazonalen ventralen. Daß sich die Grenzen zwischen beiden nicht immer decken, darf nicht auffallen, da bei den Rochen dasselbe bei dorsalen und ventralen Kanälen sich findet (S. 356). Ich rechne deshalb dieselben in der folgenden Aufzählung der metazonalen Bauchflossennerven nicht mit.

In der ersten Kolumne ist die Zahl der unvollständigen vorderen, in der zweiten die der vollständigen und in der dritten die der unvollständigen hinteren Bauchflossennerven angegeben und mit *v* der R. pt. inf., mit *d* der R. pt. sup. bezeichnet:

Scymnus	0	5^{vd}	0	
Prionodon	0	6^{vd}	0	
Spinax	6^{d}	7^{vd}	0	
Centrina	0	8^{vd}	0	
	0	8^{vd}	0	Torpedo
	1^{v}	8^{vd}	0	Trygon
Acanthias	0	9^{vd}	0	
Zygaena	0	9^{vd}	0	
	3^{v}	9^{vd}	0	Myliobatis
Chlamydoselachus	0	10^{vd}	0	
Heptanchus	12^{d}	10^{vd}	0	
Chimaera	$\frac{1}{2}^{v}$ $\frac{1}{2}^{d}$	11^{vd}	0	
	1^{v}	12^{vd}	0	Pristis
	0	13^{vd}	0	Rhinobatus
	0	13^{vd}	0	Raja vomer
Odontaspis	$2\frac{1}{2}^{d}$	13^{vd}	0	
	0	14^{vd}	0	Raja clavata
Rhina	2^{d}	18^{vd}	0	

Durch diese Zahlen erhält man einen Ueberblick über die Entwickelung, welche der caudale Teil der Beckenflosse nimmt. Im Gegensatz zu den Nervenverhältnissen am rostralen Flossenrande, welche zwischen Squaliden und Batoiden die größten Differenzen in der Zahl der beteiligten Nerven erkennen ließen, macht sich auch hier, wie bei der Brustflosse, eine Parallelentwickelung bei beiden Klassen geltend, welche das primitivere Verhalten des

metapterygialen Flossenabschnittes gegenüber dem propterygialen beweist.

Die letzten metazonalen Nerven entsenden stets wie alle vorhergehenden einen Ast zum Hebe- wie auch Senkmuskel der Bauchflosse. Doch fallen diese Nerven bei vielen der untersuchten Fische durch ihren Verlauf auf. Sie liegen nicht wie alle übrigen Bauchflossennerven descendent in der Richtung der Intercostalnerven, von denen sie entspringen, sondern zum Teil quer, also in einer zur Wirbelsäule senkrecht stehenden Ebene, oder sie verlaufen sogar in der Richtung von hinten-oben nach vorn-unten, ascendent. Am ausgeprägtesten findet sich dies bei Ceratodus (Taf. X, Fig. 1). Der letzte Flossennerv beginnt als feines Aestchen vom 32. Intercostalnerven, welcher selbst descendente Lage besitzt, um in ungefähr rechtwinkliger Richtung zu dieser von hinten-oben nach vorn-unten hinabzusteigen. Er und die Aeste von 31 und 30, mit denen er sich verbindet, liegen in ihrem Verlauf hinter dem Ende der Basis der hinteren Gliedmaße, der R. pteryg. des 29. Nerven zweigt sich im Niveau desselben vom R. intercostalis ab.

Aehnlich sind die letzten Nerven bei Chimaera angeordnet. Die Aeste von 36 und 37 [1]) biegen ebenfalls im rechten Winkel nach vorn vom Mutternerven ab (Taf. X, Fig. 4).

Unter den Squaliden kommt dies bald nur beim letzten Nerven vor (50. bei Heptanchus, Taf. XI, Fig. 1; 44. bei Centrina), bald auch bei einigen der letzten (Chlamydoselachus bei 61 u. 62, Taf. XIII, Fig. 1; Odontaspis mit querem Verlauf beim 55., ascendentem beim 56., 57. und 58. Nerven). Bei Spinax und Acanthias (Taf. XI, Fig. 5) verläuft der letzte Nerv fast quer, nicht ascendent.

Unter den Rochen haben die Rajiden ascendente Rr. pterygiales bei den zwei letzten Flossennerven (Taf. IX, Fig. 2). Bei Pristis liegt der letzte R. pteryg. in seinem centralen Teil stark descendent, fast längs der Wirbelsäule, biegt aber dann in einen queren Verlauf um (Taf. XV, Fig. 2). Allen übrigen Rochen, in besonders hohem Maße Trygon und Myliobatis, ist auch in dieser Region stark descendenter Verlauf der Nerven eigen (Taf. XVI, Fig. 2 u. 6).

---

1) Durch einen Unfall war eine Verletzung des Präparates an dieser Stelle eingetreten, ehe ich dieselbe untersuchte. Nach der Lage und der Dicke der durchschnittenen Nerven glaube ich mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen zu können, daß auch der Ast von 37 noch zur Bauchflosse verläuft.

Mit der quer oder nach vorn gerichteten Lage der letzten Flossenäste ist häufig eine Plexusbildung unter denselben verknüpft (Plexus sacralis s. pelicopterygialis posterior). Selten tritt sie auch bei descendentem Verlauf auf (Rhina). Am stärksten ist dieselbe wieder bei Ceratodus entwickelt. Gerade so kompliziert gebaut erweist sich dieser mit dem vorderen Teil des Plexus der Bauchflosse (N. collector v. Davidoff) eng zusammenhängende hintere Teil, wie der Plexus der Brustflosse. Auch hier legen sich andere, nicht zur Flosse gehende Nerven dem Plexus an und bilden im hintersten Teil sogar die Hauptmasse desselben (Taf. X, Fig. 1). Ich konnte jedoch durch präparatorische Isolation noch ein Aestchen vom 32. Nerven bis zur Flosse verfolgen. Viel lockerer ist der Plexus sacralis bei den übrigen Fischen gefügt. Bei Chimaera vereinigen sich die Aeste vom 34.—37. Spinalnerven zu einem gemeinsamen Nervenstamme, der nur aus diesen besteht und keine accessorischen Elemente besitzt.

Geringer an Zahl der Komponenten, aber von gleichem Bau ist die Plexusbildung bei den meisten Squaliden. Bei Heptanchus schließt sich der letzte Nerv völlig dem vorletzten an, und dieser sendet zwar einen Ast zum drittletzten, bleibt aber zum größten Teil selbständig (Taf. XI, Fig. 1). Bei Chlamydoselachus findet sich ganz Aehnliches, nur verläuft der letzte R. pteryg. nicht mit dem caudalen, sondern rostralen Ast des vorletzten gemeinschaftlich weiter (Taf. XIII, Fig. 1). Bei Centrina verbindet sich ein Ast des letzten Nerven mit dem vorletzten, ein zweiter geht selbständig zur Flosse. Bei Odontaspis ist nur der letzte mit dem vorletzten vereinigt, bei Acanthias und Spinax besteht kein Plexus zwischen den hintersten Beckenflossennerven. Dagegen vereinigen sich bei Rhina die 3 letzten Nerven (54.—56.) zu einem gemeinsamen Stamme und ebenso R. pteryg. 49—53 zu einem von jenem isoliert durch die Bauchwand verlaufenden Collector (Taf. XII, Fig. 4).

Bei Rochen ist meist ein Plexus sacralis nicht vorhanden. Nur bei Raja clavata fand ich ihn und zwar in sehr eigentümlicher Form.

Fast gleichzeitig fanden Robin (1847) und Stannius (1849, S. 150) zwischen den ventralen Aesten der Spinalnerven im Schwanz von Raja Anastomosen. Robin giebt eine sehr detaillierte Schilderung mit Abbildung (Pl. III, Fig 2) derselben. Es verbinden sich sowohl Aeste der Rami dorsales zu einem Längsstamme als auch Aeste der Rami ventrales. Diejenigen Aeste, welche nicht an den Plexusbildungen sich beteiligen, versorgen das elektrische

Schwanzorgan von Raja. Die Aeste des Plexus verlaufen zur Haut und zu den lokomotorischen Muskeln des Schwanzes. „Ces nerfs (Längsstämme) s'étendent depuis la première vertèbre caudale jusqu' à la dernière et fournissent tous les nerfs musculaires et cutanées de la queue (ROBIN, S. 219).

Bei Raja clavata sah ich den Anfangsteil des ventralen Schwanzplexus sich nach vorn verlängern und durch einen Ast mit dem Ramus pterygialis comm. von Nerv 56 in Verbindung treten. Wenn man den Schwanzplexus nicht auflöst, hat es den Anschein, als ob eine große Zahl von Spinalnerven des Schwanzes an der Versorgung der Bauchflosse beteiligt sei. Isoliert man aber die serialen Komponenten dieses Plexus, so stellt sich heraus, daß der Verbindungsast mit Nerv 56 nur ein dünnes Aestchen von Nerv 57 und ein sehr feines Fädchen von 58 enthält, die zur Flosse verlaufen, daß er im übrigen aber aus Aesten von Nerv 56 besteht, welche in die Bahn des Schwanzplexus eintreten, um sich zur Haut und Muskulatur des Schwanzes zu verteilen (Taf. IX, Fig. 2). Bei Raja vomer ist der Plexus sacralis mit dem Schwanzplexus nicht verschmolzen. Aestchen von den drei vordersten Schwanznerven verbinden sich mit dem Ast des letzten Intercostalnerven zum Plexus pelicopterygialis post.

Bei den anderen Rochen ist meist (Torpedo, Myliobatis, Trygon) der letzte Intercostalnerv auch der letzte Flossennerv. Nur bei Rhinobatus liegen die beiden letzten Rr. pterygiales in der Regio caudalis. Der 49. berührt noch mit einem kurzen Anfangsteil das Peritoneum, 50. und 51. dagegen entstammen Caudalnerven, die sich in der Schwanzmuskulatur verästeln (Taf. XIV, Fig. 5).

Bei den Squaliden sind unter den Spinaciden bei Acanthias, Centrina und Spinax, ferner bei den Carchariiden letzter Intercostal- und Flossennerv identisch. Vom 1. Schwanznerven stammt letzterer bei Heptanchus, von den 3 ersten Caudalmetameren zweigen sich noch Beckenflossenelemente ab bei Rhina und Odontaspis.

Bei Chimaera haben wir wieder den Fall, daß der letzte Intercostalnerv (sehr wahrscheinlich wenigstens, S. 365 Anm.) den letzten Bauchflossennerven liefert. Bei Ceratodus entspringt der vorletzte Nerv der Beckenflosse vom letzten Intercostalnerven, aber von Aesten desselben, welche sich hinter der Leibeshöhle in der Schwanzmuskulatur verzweigen. Der letzte Flossennerv entstammt einem reinen Caudalnerven (Taf. X, Fig. 1 u. 4).

Selten ist es, daß der letzte Bauchflossennerv nicht von einem Schwanznerven oder letzten Intercostalnerven, sondern einem der

vorhergehenden Rr. ventrales entspringt. Ich sah dies nur bei einem Squaliden, Scymnus, und einem Rochen, Pristis. Bei Scymnus ist es der vorletzte Intercostalnerv (35.), welcher die letzten Aeste zur Flosse entsendet. Es sind zwei getrennte Stämme, welche für sich durch die Bauchwand verlaufen. Der caudale dünnere vereinigt sich kurz vor dem Eintritt in die Flosse mit dem dickeren rostralen und versorgt wie dieser Hebe- und Senkmuskel. Nerv 36 hat keine motorischen Aeste für die Beckenflosse, einige starke Hautäste desselben verzweigen sich jedoch an die Haut des hinteren Flossenrandes.

Bei Pristis liefert der drittletzte Intercostalnerv (52) den letzten Nerven zur Bauchflosse (Taf. XV, Fig. 2). Dieser Ast läuft innerhalb der Leibeshöhle eine Strecke weit rein caudal, indem er die beiden letzten Intercostalnerven innen überkreuzt, und biegt im Niveau des hinteren Afterrandes rechtwinklig in eine mediolaterale Richtung um, durchbohrt die Bauchwand da, wo die Leibeshöhle gerade aufhört, und läuft eine Strecke lang unter der Haut, bis er die Flosse erreicht. Der Abstand zwischen diesem R. pteryg. und dem vorhergehenden ist ein unverhältnismäßig grosser.

Der letzte Ramus pterygialis der Beckenflosse ist fast bei allen Fischen ein wenig, bei vielen erheblich schwächer als die vorhergehenden. Außerdem werden die Abstände der Nervenstämme, welche mit Aesten an der Flosseninnervation beteiligt sind, im allgemeinen geringer, je näher jene dem hinteren Ende der Bauchhöhle liegen (vergl. besonders Myliobatis und Trygon, Taf. XVI, Fig. 6 und 2; Ausnahmen: Pristis, Rhinobatus, Taf. XV, Fig. 2, Taf. XIV, Fig. 5).

Von den erwähnten Merkmalen der hintersten metazonalen Nerven reden manche einer Verschiebung des hinteren Flossenrandes nach vorn, manche einer solchen nach hinten das Wort, andere lassen keinen bestimmten Schluß zu. Der descendente Nervenverlauf, das Fehlen von Plexusverbindungen zwischen den hintersten Nerven und eine Ausdehnung der Innervationszone der Bauchflosse, welche nicht den letzten Intercostalnerven umschließt, sind Anzeichen der caudalwärts gerichteten Verschiebung; der ascendente Verlauf der letzten Nerven, Plexusverbindungen zwischen ihnen und die Beteiligung von Schwanznerven an der Innervation der Flosse sind Merkmale für eine Verschiebung nach vorn. Um zu zeigen, wie sich diese verschiedenen Merkzeichen auf die untersuchten Fische verteilen, gebe ich im folgenden eine Zusammenstellung (— bedeutet das Vorhandensein des betr. Merkmales):

	Verschiebung nach hinten			keine Verschiebung		Verschiebung nach vorn		
	descend. Verlauf	kein Plexus sacr.	Intercostal-nerven ohne Rr. pteryg.	querer Verlauf	letzt. Intercostal-nerv zugleich letzter Flossennerv	ascendenter Verlauf	Plexus sacralis	Caudal-nerven mit Rr. pteryg.
Ceratodus						3 Nerven	4 Komponenten	1 Nerv
Chimaera					—	2 „	3 „	
Heptanchus						1 „	2 „	1 „
Chlamydosel.						2 „	2 „	1 „
Acanthias		0		—	—			
Centrina					—	½ „	½ „	
Scymnus	—	0	1 Nerv					
Spinax		0		—	—			
Prionodon	—	0			—			
Zygaena	—	0			—			
Odontaspis						3 „	2 „	3 Nerven
Rhina				—			3 „	3 „
Torpedo	—	0						
Rhinobatus	—	0			—			3 „
Pristis	—	0	2 Nerven					
Raja clavata						2 „	3 „	2 „
Raja vomer						3 „	4 „	3 „
Myliobatis	—	0			—			
Trygon	—	0			—			

Unverkennbar ist in den meisten Fällen das Zusammentreffen der verschiedenen Merkmale gleichen Charakters und die Aehnlichkeit nahe verwandter Formen auch in der Richtung der Flossenverschiebung. Besonders ausgeprägt ist z. B. bei Rajiden, heptanchen und hexanchen Squaliden, Chimaera, Ceratodus die Verschiebung nach vorn, bei Carchariiden, einigen Spinaciden und den meisten Rochen die Verschiebung nach hinten.

Wie bei der Brustflosse fragt es sich, ob diese Verschiebungen die ganze Hintergliedmaße betreffen, oder ob nur Teile der Flosse selbst wandern.

Für die Verschiebung nach hinten ist in den beiden vorigen Kapiteln der Nachweis erbracht, daß ihr Wanderungen der ganzen Extremität zu Grunde liegen. Für die Verschiebung nach vorn läßt sich eine solche in folgenden Fällen feststellen.

Bei den meisten Fischen ist die Lage der Bauchflossen abhängig von derjenigen der Kloake. Bei Haien und Holocephalen ist diese Beziehung durch die Umwandlung eines Teiles der Bauchflosse zum männlichen Begattungsorgan bedingt. Aber auch bei Knochenfischen, welche kein Mixipterygium (claspers) besitzen, wird diese Lagebeziehung häufig eingehalten. In anderen Fällen trennen sich die Hintergliedmaßen von der Analgegend und

wandern bis zur Bauchmitte, zum Schultergürtel und sogar bis zur Kehlgegend (Uranoscopus, Aphradoderus, Amblyopsis u. a.). Nie findet man Bauchflossen in die Schwanzregion sich begeben. Stets liegen sie trotz aller Verschiebungen in der Bauchwand.

Die Aeste der Caudalnerven, welche bei manchen Palaeichthyern die Extremität innervieren, müssen deshalb zu einer Zeit die Versorgung der Flosse übernommen haben, als jene Metameren nicht zum Schwanz, sondern zum Rumpf gehörten. Die Bauchhöhle hat eine sekundäre Verkürzung gefunden, und dadurch sind die letzten Segmente in die Schwanzregion übergegangen. Der Beckengürtel machte, wie stets, die Verschiebung der Kloake mit. Die Nerven der Flosse bezeugen aber noch die metamere, rostral gerichtete Umbildung. Auch die „postanalen Muskelknospen" DOHRN's (S. 172 bei Pristiurus) sind, wie P. MAYER nachgewiesen hat (1886, S. 240), ähnliche, für die Beckenflosse bestimmte Muskelanlagen. Damit werden die Schlußfolgerungen auf die ursprünglich paarige Anlage der unpaaren Flosse, für welche DOHRN sie bestimmt glaubte, hinfällig.

Eine Verkürzung der Leibeshöhle hat bereits GEGENBAUR (1868, S. 409, 417) durch den Vergleich der Rippen mit den unteren Schwanzwirbelfortsätzen hauptsächlich bei Ganoiden, aber auch bei Squaliden (Cestracion) nachgewiesen. In der Ontogenese der Selachier fand KOWALEWSKY (1877, S. 194) einen postanalen Kanal, wie er ähnlich von ihm und anderen (GOETTE, OWSJANNIKOW und WAGNER, BALFOUR u. a.) bei Amphioxus, Ganoiden, Knochenfischen und höheren Wirbeltieren beschrieben worden ist, welcher bis zum Ende der embryonalen Schwanzknospe verläuft, um dort in den Kanal des Nervenrohres zu münden. Dieser postanale Darmabschnitt wird jetzt meist (HERTWIG, Lehrbuch d. Entw.-Gesch., S. 282,5. Aufl.) als eine sekundäre Verlängerung gedeutet[1]), welche durch den Zusammenhang des Canalis neurentericus mit dem Darm und die in dieseZone fallende Entwickelung der Schwanzknospe bedingt ist. Es ist aber daran zu erinnern, daß schon BALFOUR, welcher dieser Erklärung selbst zwar den Vorzug gab, doch die Möglichkeit zu recht bestehen ließ, daß man aus dem nachträglichen Verlust dieses postanalen Darmabschnittes schließen könne, „that in the adult the alimentary canal once extended much farther back than at present" (1874, S. 96 ges. Schriften). In Hinsicht auf die erwähnte Arbeit GEGENBAUR's und meine hier mitgeteilten Befunde ist eine ver-

1) Auf DOHRN's bekannte Deutung der Entstehung des Anus aus zwei Kiemenspalten brauche ich hier nicht einzugehen.

mittelnde Stellung bei der Deutung der embryologischen Thatsachen am Platze, indem wohl ein Teil dieses Darmabschnittes sekundären Prozessen zugeschrieben werden mag, ein Teil aber auf Rechnung eines einst weiter nach hinten an der Wirbelsäule reichenden Leibeshöhlenabschnittes gesetzt werden muß.

Außerdem liefert Chimaera die deutlichsten Hinweise auf Verschiebungen der ganzen Hintergliedmaße und auch der Leibeshöhle im Sinne der Vorwanderung. v. Davidoff hat auf eine Spaltung der Intercostalnerven in zwei Hauptäste aufmerksam gemacht. Ich nenne sie den vorderen und hinteren Teilast (R. ant. u. post.). Jeder vordere von beiden Aesten verbindet sich mit dem hinteren des vorhergehenden. In diesen neu gebildeten Nervenstämmen bildet je ein Ramus posterior den vorderen Komponenten, der Ramus anterior den hinteren Komponenten (Taf. X, Fig. 4). Bei meinem Exemplar liegt die Spaltungstelle in der Nachbarschaft der Wirbelsäule, bei manchen verdeckt durch die innen von ihr liegenden Teile der Rumpfmuskulatur. Weiter ventral machen dann die Nerven ganz den Eindruck rein metamerer Intercostalnerven wie bei den anderen Wirbeltieren, und erst die Präparation der vertebralen Portion läßt die eigentümliche Anordnung erkennen. Die beiden zu einem Nervenstamm verbundenen Aeste verschiedener serialer Nerven sind stets leicht mit dem Messer zu trennen, so daß die Feststellung, welcher der Komponenten diesem, welcher jenem Metamer angehört, nicht schwer fällt. v. Davidoff sucht die Erklärung dieses ganz eigenartigen, den Holocephalen durchaus eigentümlichen Verhaltens, das ohne Parallele bei anderen Fischen oder höheren Wirbeltieren meines Wissens ist, in dem Fehlen der Plexusstämme zwischen den Flossennerven innerhalb der Beckenflossenmuskulatur selbst (Längsstämme, 1879, S. 484), welche alle Selachier besitzen und die bei Holocephalen durch die intraabdominalen Verbindungen ersetzt werden sollen. Ich kann diese Idee nicht für begründet halten. Einmal lege ich den „Längsstämmen" der Beckenflossennerven nicht die Bedeutung wie v. Davidoff bei. Nach meinen Erfahrungen über die Nerven der Brustflosse, wo dieselben meist noch fehlen und erst bei einigen Squaliden in ihrer Genese zu verfolgen sind (Laemargus), halte ich sie für durchaus sekundäre Gebilde. Außerdem bildet nicht, wie v. Davidoff angiebt, Nerv 22—32 die Ansae, sondern der 17. ist bereits dabei beteiligt, und erst mit dem 35. Spinalnerven hören sie auf. Sie decken sich nicht mit dem augenblicklichen Gebiet der Beckenflosse.

Dies wird noch klarer, wenn man die Entstehung der Ansae verfolgt. Die Spaltung der Nerven beginnt bei Chimaera wie bei allen

Selachiern mit dem ersten Spinalnerven: von dem Intercostalnerven (oder entsprechenden R. cervicalis) spaltet sich der R. pterygialis ab. Die beiden Spaltprodukte sind anfangs ungleich stark zu Ungunsten des Ramus intercostalis, dessen Hauptstamm die Mehrzahl seiner Nervenfasern an die Brustflosse abgiebt. Gegen das hintere Ende der Brustflosse zu werden die pterygialen Elemente etwas dünner, und beim 15. Nerven ist schon das Mißverhältnis in der Dicke der beiden Aeste fast ganz aufgehoben. Die folgenden Nerven, der 16. und 17., besitzen ebenfalls noch rostral sich abzweigende dünne Nervenäste, welche aber keine pterygialen Elemente mehr enthalten, sondern nur jene Hautäste entsenden, welche den Rr. cutanei der Flossennerven homodynam sind (S. 313). Beim folgenden Nerven, dem 17., verschmilzt zum erstenmal der vordere Teilast mit dem hinteren des vorhergehenden (des 16.) Nerven, und von jetzt ab erhalten sich diese Beziehungen konstant bis zum 35. Spinalnerven. Erst die letzten beiden Intercostalnerven sind wieder selbständig. Auch im feineren Bau wird die Vereinigung erst successive eine stärkere. Die ersten Rr. pterygiales der Beckenflosse entstammen lediglich dem vorderen Komponenten des scheinbar einheitlichen Nervenstammes (also dem hinteren Teilaste des betreffenden Spinalnerven, dem Ramus posterior des 19., 20., 21., 22. und 23. Nerven). Von Nerv 24 an giebt dagegen der vordere und der hintere Komponent Elemente an die Beckenflosse.

Dadurch, daß die Intercostalnerven mit geteilten ventralen Aesten allmählich nach dem vorderen Rumpfgebiet zu in solche übergehen, bei welchen die Spaltung zum Teil zwar stärker ist, aber nicht zu sekundären Vereinigungen der Spaltungsprodukte geführt hat und an Nerventeilungen erinnert, die auch bei anderen Fischen in geringerem Grade vorkommen, ist eine Erklärung ermöglicht. Die vorderen Teiläste der Spinalnerven sind durch ihre Beziehungen zum Schultergürtel oder zur Brustflosse rostralwärts gezogen worden, bei Chimaera in um so höherem Maße als bei Selachiern, da hier der Schultergürtel weit nach vorn gerückt ist (s. S. 297). Andererseits sind die hinteren Teiläste zum Teil durch die Verbindung mit in ursprünglicherer Lage verharrenden Teilen des Rumpfmuskels (Portio lateralis, Wickström, 1897), zum Teil und in höherem Maße durch ihre Beziehungen zur Beckenflosse nach hinten (caudal) verlagert. Daraus, daß die einander entgegengesetzte Richtung in der Lage der Teiläste jedes Nerven bei Chimaera fast bis ans Ende der Leibeshöhle reicht, schließe ich auf eine weit hochgradigere Umgestaltung der Bauchmuskulatur im Sinne einer Verschiebung der Myomeren nach vorn als sie bei

Selachiern beobachtet wird. Im Detail wird diese erst noch durch die Innervation der Interseptalmuskeln erwiesen werden müssen.

Die Beckenflosse steht in ihrem rostralen Innervationsbereich nur mit dem hinteren Ast eines jeden serialen Intercostalnerven, also mit dem vorderen Komponenten der sekundären Nervenstämme, in Verbindung. Das entspricht der ursprünglichen Wanderung nach hinten, für welche auch der Plexus lumbalis zeugt. Weiter hinten beteiligen sich aber gerade so starke Aeste des vorderen Astes eines jeden serialen Spinalnerven, d. h. des hinteren Komponenten des Sekundärstammes, an ihrer Versorgung. Da dieser Ast seine Lage einer Vorwanderung von Bauchmuskelementen verdankt, muß auch die Beckenflosse vorgewandert sein, um in sein Endgebiet zu gelangen[1]). Die Kanäle im Beckengürtel haben sich deshalb wahrscheinlich in den Fällen nachträglich gespalten, wo 2 dorsale und 2 ventrale existieren, indem hintere Aeste sich vom Plexus lumbalis und von den Hauptkanälen losgelöst haben.

Eine sekundäre Wanderung der ganzen Hintergliedmaße nach vorn ist in allen Fällen erfolgt, bei welchen Verschiebungen in in dieser Richtung aus den Befunden bei den letzten metazonalen Nerven erschließbar sind (S. 369). Nur bei Centrina finde ich keine direkten Anzeichen derselben. Da aber DOHRN und MAYER bei Pristiurus postanale Myotomknospen gefunden haben, ist auch bei Spinaciden eine solche manchmal eingetreten. Niemals erreicht die Verschiebung der Bauchflosse nach vorn die Grenze, welche durch den Anfang des Plexus lumbalis als Etappe auf der Wanderung derselben nach hinten noch erhalten ist. Die caudalwärts

1) Daß die Sägeplatte nie anders als an der Beckenplatte gelegen hat, beweist die Innervation ihrer Muskulatur. Außer den Aesten der letzten, durch die vordersten Kanäle verlaufenden Nerven, welche nach v. DAVIDOFF (S. 482 und Taf. XXXI, Fig. 30) dieselbe versorgen, fand ich in den feinen Plexus, welcher auf dem Sägeplattenmuskel liegt und Aeste in ihn entsendet, auch Nervenfädchen von den vordersten Bauchflossennerven eintreten (bis zum 19. Nerven). Diese verlaufen im Collector und lösen sich erst am Sägeplattenmuskel von ihm ab (Taf. X, Fig. 4). Es kann die Sägeplatte daher nicht eine von der Beckenplatte unabhängige Lage besessen haben; denn stets hat sie die Wanderungen nachweislich mitgemacht. Dies ist nicht ohne Interesse gegenüber der etwas abenteuerlichen, von ihrem Autor selbst auch nur als „wild theory“ bezeichneten Ansicht, die Sägeplatte sei das Rudiment einer dritten paarigen Extremität, die ursprünglich zwischen Vorder- und Hintergliedmaße gelegen habe (T. JEFFERY PARKER, 1886).

gerichtete Wanderung ist der primäre, die rostralwärts gerichtete ein sekundärer Prozeß.

Daß nicht immer der letztere im Flusse ist, beweist besonders der Befund bei Torpedo, welcher sowohl am vorderen wie hinteren Rand der Innervationszone als auch am Beckengürtel nur eine caudal gerichtete Verschiebung über zwei Metameren hin beim Vergleich ausgewachsener Tiere mit Embryonen ergiebt (S. 331, Textfig. 1 und S. 375 Anm.). Die descendente Lage der Nerven, besonders bei Trygon und Myliobatis, könnte auch nicht bestehen, wenn eine Vorwanderung im Flusse wäre. Andererseits würden in letzterem Fall Plexusbildungen der letzten Flossennerven zu erwarten sein. Deshalb scheint mir bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Spinaciden, bei Carchariiden und den Rochen (außer den Raja-Arten) die Hintergliedmaße teils noch in lebhafter Bewegung nach hinten begriffen zu sein, teils sich in einem Ruhestadium, nicht aber in Vorwanderung zu befinden (S. 369).

Ob bei der Beckenflosse sich auch Verschiebungen innerhalb der eigentlichen Flosse mit denen der ganzen Gliedmaße, wie bei der Brustflosse, kombinieren, kann erst entschieden werden, wenn bekannt ist, welcher Art die Umgestaltungen im Flossengebiet sind. Daß überhaupt solche vorgekommen sind, ist nach dem, was von der Brustflosse bekannt ist, anzunehmen, aber auch schon erwiesen durch v. Davidoff, welcher, wie erwähnt, bei Squaliden alle Flossennerven zu Längsstämmen verbunden fand. Von diesen gehen erst die Aestchen zu den Muskeln der Flosse aus. Solche „Längsstämme" sind in der Brustflosse der primitiven Squalidenfamilien (Notidaniden) nicht vorhanden. Bei höheren (Laemargus) sind sie im Entstehen begriffen; doch fand ich sie nie in einer Ausbildung, welche der von v. Davidoff geschilderten und abgebildeten nahekommt. Es ist demnach unzweifelhaft die Umgestaltung der Bauchflossenmuskulatur eine erheblichere als die der Brustflossenmuskeln. Dies mahnt auch zur Vorsicht in der Beurteilung des Ursprunges der oberflächlichen Muskelschichten von der Rumpfwand bei ersterer. Wenn auch ein solcher an sich als primitiv gelten kann (S. 310), so braucht er bei der Bauchflosse doch nicht primitiv zu sein (vergl. dagegen Mollier, 1893, S. 64).

Bei Ceratodus ist zwar eine ursprüngliche Trennung des Plexus lumbo-sacralis in einen vorderen und hinteren Teil, wie bei der Vordergliedmaße, nicht nachgewiesen. Die große Uebereinstimmung beider Extremitäten bestimmt mich aber in diesem Fall, bei der Bauchflosse auch eine geringe sekundäre Verschmälerung der Basis anzunehmen.

Nachträgliche Anm. zu S. 332: Bei einem 13 mm langen Torpedoembryo (der hiesigen anatomischen Sammlung gehörige Serie) war der letzte omopterygiale Nerv ein Ast eines Spinalnerven, dessen ventrale Wurzel die 30. in der Gesamtreihe war. Der folgende Nerv (31.) entsandte den ersten pelicopterygialen Nerven. Die Uebereinstimmung mit meinen Befunden an ausgewachsenen Tieren ist jedoch nur eine scheinbare, da selbstverständlich die vordersten ventralen Wurzeln spino-occipitaler Natur sind. Da die Craniovertebralgrenze noch nicht ausgebildet war, fehlte das Hauptmerkmal zur Bestimmung der Zahl der dem Schädelbereich assimilierten Spinalnerven. Erst zu der 5. ventralen Wurzel gehörte ein kleines Spinalganglion und eine dünne dorsale Wurzel; die vier vordersten besaßen keines von beiden. Angenommen, es ginge keine oder nur eine dorsale Wurzel (bezw. Spinalganglion) in der Weiterentwickelung verloren, so wären die vordersten Nerven bei diesem Embryo x^v, y^v, z^v, 1^v, 2^{vd} u. s. w. gleich zusetzen. Denn inzwischen habe ich selbst bei einem ausgewachsenen Zitterrochen (37 cm Länge) noch eine äußerst feine dorsale Wurzel bei Nerv 2 gefunden (es ist dies eine große Seltenheit, vergl. S. 257).

Jedenfalls liegt bei diesem Embryo die Grenze zwischen den Innervationsbezirken von Brust- und Beckenflosse *weiter cranialwärts* als bei ausgewachsenen Tieren, wahrscheinlich um drei Metameren (zwischen 27. und 28. Metamer), also um eines mehr als bei dem älteren, von Mollier untersuchten Embryo (Stadium C).

Uebrigens existierte vor dem von der ersten nachweisbaren ventralen Wurzel versorgten Myotom noch eines, welches keinen erkennbaren Nerven besaß (w?).

Allgemeiner Teil.

Eine Uebersicht über die Befunde an dem dieser Untersuchung zu Grunde liegenden Material soll die tabellarische Zusammenstellung auf Taf. XVII geben. In dieselbe ist jedoch von denjenigen Species, von welchen mehrere Exemplare untersucht wurden, nur je eines aufgenommen worden. Die Reihenfolge richtet sich nach den verwandtschaftlichen Beziehungen derselben.

Ich trug in die Tabelle mittelst besonderer Zeichen sämtliche ventrale Aeste der Spinalnerven des Rumpfes und des Kopfes [spino-occipitale Nerven][1]) ein und von den Schwanznerven diejenigen, welche Aeste zur Extremität entsenden[2]). Die Grenzen zwischen diesen drei Kategorien sind durch punktierte horizontale Linien angegeben. Findet man die Grenzlinie nicht zwischen *z* (dem letzten occipitalen Nerven) und 1, sondern zwischen den

---

1) In der Nomenklatur habe ich mich an Fürbringer (1895 und 1897 sowie frühere Arbeiten) angeschlossen.

2) Die Reihenbezeichnung in der metameren Folge ist aus den seitlich und in der Mitte angebrachten Maßstäben abzulesen.

vordersten Ziffern angebracht (z. B. bei Ceratodus, Chimaera u. s. w.), so ist daraus zu entnehmen, daß bei diesen Tieren Wirbelelemente mit dem Schädel nachträglich verschmolzen sind (auximetamerer Schädelanteil) in der Zahl, welche der punktierte Strich nach vorn abgrenzt. Verläuft derselbe mitten durch eines der Zeichen, so deutet dies an, daß ein Ast des betreffenden Nerven zum Schädel der andere zum Rumpf gehört.

Die Zeichen sind so gewählt, daß eine 0 einen Spinalnerven bezeichnet, welcher zu den Extremitäten keine motorischen Aeste entsendet. Solche finden sich meist unter den spino-occipitalen und vordersten Spinalnerven, häufig zwischen den beiden Gliedmaßen und selten unter den letzten Intercostalnerven.

Diejenigen Nerven, welche die Extremitäten versorgen, thun dies fast stets, wie dies Cuvier schon bekannt war, mit zwei Aesten, einem Ramus pterygialis sup. für den Flossenheber und einem Ramus pterygialis inf. für den Flossensenker. Für jeden dieser Aeste habe ich einen • eingeführt und den Punkt, welcher den R. sup. darstellt, auf die linke, den für den R. inf. auf die rechte Seite gesetzt. In dem Falle jedoch, wo ein solcher Ast auf dem Wege zur Extremität einen Knorpelkanal im Schulter- oder Beckengürtel passiert, ist er durch ein × bezeichnet. Der Inhalt eines jeden Knorpelkanales selbst ist durch eine viereckige, geschlossene Klammer umrahmt. In vielen dieser Klammern sitzen zahlreiche Nerven, obere oder untere Aeste oder beide Arten; in vielen befindet sich nur ein Ast. Diese Aeste sind die diazonalen Extremitäten- oder Flossennerven. Rostralwärts von ihnen befinden sich die prozonalen Aeste, caudalwärts die metazonalen Aeste verzeichnet. Sind diazonale Nerven nicht vorhanden, so ist die vordere Grenze der metazonalen Aeste durch eine wagerechte, ausgezogene Linie angegeben (vergl. z. B. Ceratodus). Ein liegendes Kreuz ohne Klammer bezeichnet solche Nervenäste, welche in einer offenen Rinne des Knorpels liegen.

Der Innervationsbereich der beiden Gliedmaßen ist durch verschiedenfarbigen Ueberdruck kenntlich gemacht: Rot bezeichnet die vordere, Blau die hintere Extremität.

Bei Chimaera ist bei vielen Nerven der Punkt durch eine horizontale weiße Mittellinie unterbrochen, um anzudeuten, daß in eigenartiger Weise jeder Nerv in zwei hintereinander liegende Komponenten zerlegt ist, von denen jede einen R. sup. und inf. besitzt (Taf. X, Fig. 4). Ueberall sonst sind Teilungen der Aeste dadurch gekennzeichnet, daß statt eines großen Zeichens zwei entsprechende kleine gewählt sind.

Die verschiedene relative Dicke der Flossennerven ist durch verschiedene Größe der Punkte in schematischer Weise wiedergegeben.

Ich will zur näheren Gebrauchsanweisung an einem Beispiel (Rhina) der Tafel XVII zeigen, was man von derselben ablesen kann:

Bei Rhina beteiligen sich die beiden spino-occipitalen und beiden vordersten Spinalnerven nicht an der Flosseninnervation. Nerv 3 versorgt mit einem mäßig starken Ast, alle folgenden bis Nerv 27 mit ungefähr gleich starken Aesten die Brustflosse. Alle diese Aeste (Rr. pteryg. communes) besitzen einen R. sup. und inf. Die vordersten 5 und der R. inf. des 6. (Nerv 8) verlaufen durch einen gemeinsamen Kanal des Schultergürtels (Hauptkanal, diazonale Nerven). Nerv 28 und 29 geben ventrale Aeste an die Brustflosse und dorsale ebendorthin, außerdem aber noch sehr feine dorsale an die Beckenflosse. Nerv 30 und 31 entsenden dorsale Aeste an letztere; ventrale Aeste an eine der beiden Gliedmaßen giebt es bei ihnen nicht. Der R. sup. 8 und die Rr. sup. und inf. von 9—29 verlaufen metazonal. Nerv 32—56 versorgen die Beckenflosse mit je einem R. sup. und inf. Davon verläuft R. inf. 35 mit 2 getrennten Aesten durch 2 vordere Löcher des Beckens, Nerv 36—38 mit je einem R. inf. durch 3 weitere, auf jene folgende Löcher. Die Rr. inf. 32—34 liegen pro-, 35—38 dia-, 39—56 metazonal. Von den oberen Aesten liegen der 28.—36. prozonal, der 37. und die folgenden metazonal. Die prozonalen oberen und unteren Aeste sind anfangs fein und nehmen allmählich an Dicke zu. Ast 54 ist ein Ramus ventralis des 1. Caudalnerven.

Benutzt man in dieser Weise die in jeder Kolonne in den Zeichen niedergelegten Nachweise, so hat man eine gedrängte, wenn auch nicht vollständige Uebersicht über die im speciellen Teil in extenso mitgeteilten Befunde. Zugleich erleichtert die Tabelle den Vergleich der verschiedenen Tierformen. Ehe ich versuche, diesen durchzuführen, und ehe ich die Schlußfolgerungen zusammenstelle, welche sich aus demselben ergeben, will ich auf die Gefahr hin, längst und besser Gesagtes zu wiederholen, eine kurze Erläuterung der beim Vergleichen leitenden Prinzipien vorausschicken, soweit meine Befunde unmittelbar dazu Veranlassung geben.

I. Kritische Bewertung der Befunde für allgemeine Schlußfolgerungen.

1. Differenzen der Nerven in ihrer metameren Stellung und in ihrer Lage.

Ueberschaut man in der Tabelle auf Taf. XVII die überaus zahlreichen Varianten in der Versorgung der Brust- und Becken-

flosse durch die Spinalnerven, sieht man, wie die Lage dieser zum Schulter- und Beckengürtel und wie die Beteiligung der aus dem Schädel-, der Rumpf- oder Schwanzwirbelsäule entspringenden Nerven an der Flosseninnervation schwankt, wie das Vorkommen und die Zahl der frei zwischen den Flossen gelegenen Aeste sich ändern, so lassen sich wohl durch keine Tierklasse besser als durch die niedrig organisierten Fische diejenigen Annahmen widerlegen[1], welche durch Veränderungen im Centralnervensystem (Inter- und Exkalation, Inter- und Expolation von Segmenten, v. Jhering, 1878) die metameren Verschiedenheiten peripher gelegener Organe erklären wollen. Man wird sich nur schwer eine Vorstellung davon machen können, wie zahlreich und kompliziert die Einfügungen und Ausschaltungen von Metameren sein müßten, welche dies vielgestaltige Bild erklären könnten. Wenn man vollends daran denkt, daß die Flossen der Paläichthyer den lebhaftesten Anpassungsprozessen unterliegen, da sie bei den einen als Verbreiterungen des Rumpfes wellenförmige Schwimmbewegungen vollführen, die in ihren einzelnen Phasen mit dem Vogelflug verglichen worden sind (Brustflosse der Rochen, Marey, 1893), bei den anderen durch auf- und niedergehende Flatterschläge das Wasser durchteilen (Brustflosse der Meeradler, Myliobatiden, Jäckel 1894), bald mehr an der Steuerung als an der Fortbewegung des Körpers sich beteiligen (Brustflosse der Squaliden, P. Mayer, 1886), bald zu „Lauffingern" sich ausbilden, mit welchen der Fisch auf dem Meeresboden sich fortzubewegen vermag (Bauchflosse der Rajiden, Jäckel, 1894), oder aber Träger sekundärer Fortpflanzungsorgane sind (Mixipterygium der Beckenflosse) — so ist die ungemeine Veränderlichkeit des Nervenbefundes nicht mehr so auffallend, und ihre Ursache naturgemäß in den Umwandlungen der Flossen selbst, in peripheren Umgestaltungen zu suchen, welche den häufigen Funktionswechsel begleiten müssen. Aber trotzdem sehen wir in dem Nervensystem einen willkommenen Zeugen von Zuständen der Extremitäten, welche in ihrer Geschichte weit zurückliegen und von denen nur jenes kraft seines konservativen Charakters Spuren bewahrt.

Genaue Auskunft über die Veränderungen der Muskulatur erhalten wir in erster Linie durch die metamerische Umbildung des Nervensystems. Die Grundlage derjenigen Unter-

---

1) Fürbringer (1879, S. 347—349) hat deshalb schon gegen v. Jhering die Nervenverhältnisse bei Rochen und Squaliden herangezogen.

suchungsmethode, welche dieser nachgeht und von ihr aus Rückschlüsse auf ganz bestimmte Umgestaltungen der Muskeln macht, ist die Ueberzeugung von der festen und unlösbaren Verbindung jeder Muskelfaser mit dem ihr seit jeher angehörenden Spinalnervenast. Es scheint mir von der weitaus größten Mehrzahl der Autoren gerade so gut zugegeben zu werden, daß unter normalen Verhältnissen weder Muskeln ihren Verband mit ihrem Nerven lösen und zu anderen Aesten Beziehungen eingehen können, wie auch, daß aus ein und demselben Wirbelsäulenmetamer immer ein und derselbe Spinalnerv herauskommt. Die Wucht eines gewaltigen Thatsachenmaterials (das von ROSENBERG, GEGENBAUR, besonders von FÜRBRINGER, von RUGE u. v. A. herbeigeschafft worden ist) steht hinter dieser Anschauung. Die Streitigkeiten über diese Frage drehen sich mehr darum, wie dieser feste Verband zu erklären sei. Auf diese will ich nicht eingehen und nur erwähnen, daß selbst HIS' Annahme einer „prästabilierten Harmonie“ in der Ueberzeugung wurzeln muß, daß eine harmonische Einheit von Muskel und Nerv von jeher vorhanden (prästabiliert) sei.

Die metamerischen Umbildungen gehen allmählich vor sich. In den Grenzgebieten der progressiven (vom Kopf zum Schwanz) oder retrograden (vom Schwanz zum Kopf fortschreitenden) Umbildung äußert sich dies, wie längst bekannt (FÜRBRINGER, RUGE u. a. m.), am deutlichsten. Auch an meinem Material läßt sich dies überzeugend darthun. Die Dicke der Nerven nimmt oft in allmählicher Abstufung bis zum völligen Verschwinden ab. Man sieht dies auf Taf. XVII sowohl am vorderen wie hinteren Ende des Innervationsbezirkes von Brust- und Bauchflosse, am schönsten ausgeprägt bei Squaliden am Vorderrand letzterer und bei Ceratodus sowohl am vorderen wie hinteren Rande beider Flossen. Der Ramus sup. und inf. der bezüglichen Spinalnerven verhalten sich dabei nicht immer gleichmäßig, und daraus resultieren manchmal noch feinere Uebergänge, indem zunächst nur Teiläste der Grenznerven verschwinden. Dafür bietet die Tabelle Beispiele in Scymnus, wo beim 13. Spinalnerven nur der R. inf., in Rhinobatus, wo beim 33. Spinalnerven nur der R. sup. vorhanden ist, u. a. m. Bei Rhina fehlen sogar bei 4 Nerven (28.—31.) die Rr. inf. der Beckenflosse. Oder andere Abweichungen von der gewöhnlichen Regel finden sich beim Grenznerven; so eine Spaltung in zwei verschieden dicke Aeste, von denen jeder sich wie ein ausgebildeter R. pteryg. comm. verhält und R. sup. und inf. besitzt (Scymnus 35. Nerv). Manchmal sind die motorischen Bestandteile des Grenznerven an der Innervation der Flosse nicht beteiligt, dagegen wohl die sensiblen Elemente.

Bei Spinax versorgt der 11. Nerv, obgleich er die Brustflossenmuskulatur nicht innerviert, doch die Haut der Vordergliedmaße, speciell diejenige der Achselhöhle und des hinteren Randes der Flosse (specieller Teil, S. 313), bei Scymnus der 36. in analoger Weise die Bauchflosse. Beim Vergleich individueller und antimerer Variationen verschiedenalteriger, embryonaler und ausgebildeter Formen derselben Species findet man, daß die metameren Beziehungen am Anfang oder Ende des Innervationsgebietes manchmal um Teile eines Segmentes, manchmal um ein Ganzes oder sogar um mehr schwanken. Belege dafür findet man in den Tabellen des speciellen Teiles (S. 253, 274, 280, 313, 331 Textfigur 1). Im letzteren Fall (Torpedo: Embryonen und ausgewachsene Tiere) stieg die Differenz bis zu zwei Spinalnerven, dem Maximum, das mir vor Augen kam (vielleicht bis zu dreien, s. S. 375 Anm.).

Außer den verschiedenen Graden der metamerischen Umbildung kommen auch Lageveränderungen der Extremitätennerven zahlreich zur Beobachtung. Diese lassen wie jene Schlüsse auf periphere Verschiebungen zu, sind aber von geringerer Konstanz und Wichtigkeit. Sie betreffen einmal die ventralen Aeste der Spinalnerven (Rr. intercostales, cervicales), von welchen die Flossennerven entspringen. Bei allen untersuchten Fischen verlaufen diese schräg von vorn-dorsal nach hinten-ventral. Nur die letzten Rumpf- und ersten Schwanznerven machen davon eine Ausnahme (Tabelle S. 369), sowie die vordersten Intercostalnerven bei Ceratodus und Chimaera (Taf. X). Die Schrägstellung ist verschieden stark ausgeprägt in den verschiedenen Regionen des Körpers, und infolgedessen sind die Abstände zwischen den Nerven nicht immer gleich. Besonders starke Schrägstellungen finden sich bei der Beckenflosse der Rochen (Trygon, Myliobatis, Taf. XVI) und daher auch besonders unregelmäßige Zwischenräume, namentlich zwischen dem letzten der Brust- und dem ersten der Beckenflosse pflichtigen Nerven. Bei höheren Haien (Carchariiden: Zygaena; Rochen) finden sich oft zahlreiche Anastomosen benachbarter Intercostalnerven, welche die Stämme auf kürzere oder längere Strecken vereinigen (Taf. XIII, Fig. 3 zwischen 32 und 33). Im Grenzgebiet einer Flosse kann man manchmal aus der Lage des Intercostalnerven vermuten, ob er bereits einen Ast zur Flosse entsendet oder nicht, wenn nämlich zwischen erstem Flossennerven und letztem Interpterygialnerven ein größerer Zwischenraum als zwischen den anderen existiert (z. B. zwischen 46 und 47 bei Zygaena).

Geht man von einer ursprünglich senkrecht zur Wirbelsäule gerichteten Lage der Rr. intercostales aus, so kann man aus der Richtung der Schrägstellung auf die Richtung der Verschiebung der Extremitäten Schlüsse ziehen. Doch ist zu bedenken, daß die Intercostalnerven eine Menge Aeste in die Bauchmuskulatur entsenden, und daß einerseits Verschiebungen in dieser Muskulatur Lageveränderungen der Nerven bedingen können, oder andererseits eine Konstanz derselben eine Lageveränderung verhindern kann, wenn auch andere Faktoren in diesem Sinne wirken. Aus der descendenten Lage der weitaus meisten Intercostalnerven kann man wohl auf eine allgemeine Tendenz der Verschiebung der Extremitäten von vorn nach hinten schließen, aber speciellere Schlüsse lassen sich nicht auf sie gründen.

Die Rr. pteryg. comm., welche als Aeste der Cervical- oder Intercostalnerven zu den Flossen verlaufen, liegen bald in der Richtung ihrer Mutternerven, und zwar gerade so stark, stärker oder weniger descendent, oder aber sie verlaufen quer oder ascendent (vergl. z. B. Ceratodus, Taf. X, Fig. 1)[1]. Sie teilen sich ihrerseits wieder in zwei Aeste, R. pteryg. sup. und inf., und von diesen können entweder beide oder nur einer oder gar keiner in der Richtung ihrer Lage mit dem Mutternerven übereinstimmen (vergl. meine Dissert. 1892, S. 28). Die Lageveränderungen sind aber so komplizierte, daß man in der Deutung sehr vorsichtig sein muß. Um einen Ausgangspunkt zu gewinnen, verfolgte ich eine große Zahl der Aeste in die Mutternerven hinein, fand aber hier die Lage keineswegs konstant. Manchmal bewegen sich z. B. die Nervenfasern, welche zum R. pteryg. comm. gehören, innerhalb des Perineuriums in einer Spiraltour um den eigentlichen Intercostalnerven herum, oder sie sind auf verschiedene Stellen des Querschnittes in Strängen verteilt.

Von wesentlichem Nutzen für die Erkenntnis der distalen Verschiebungen sind deshalb nur die metamerischen Umgestaltungen der Extremitätennerven bei den verschiedenen untersuchten Tieren. Für manche Fragen wird ihr Umfang und ihre ziffermäßige Ausdehnung schon wichtige Auskunft geben können. Vermehren läßt sich jedoch ihre Beweiskraft, wenn man gleichzeitig bestimmte andere Eigentümlichkeiten der beteiligten Nerven berücksichtigt, die ich in den folgenden Kapiteln bespreche.

---

1) Wenn man die Lage dieser allein betrachtet, findet man manchmal die vorderen Nerven der Brustflosse bei Squaliden von vorn nach hinten, die hinteren von hinten nach vorn verlaufen (Dohrn, 1884).

2. Plexusbildungen.

Zwischen den Extremitätennerven entstehen bei den untersuchten Fischen an zwei Lokalitäten Nervengeflechte, nämlich an einer mehr proximalen (dem Centralorgan mehr genäherten) und einer mehr distalen (mehr peripherischen) Stelle. Die erstere ist medial (innen) von der Seitenrumpfmuskulatur gelegen [1]; es verbinden sich hier die Rr. pteryg. comm. miteinander (Plexus proximalis). Letztere findet sich lateral von der Seitenrumpfmuskulatur auf ihrer Außenfläche und innerhalb des Hebe- und Senkmuskels der Flosse. Es vereinigen sich dort die Rr. pter. sup. untereinander und ebenso die Rr. pter. inf. (Plexus distalis). Nachdem einmal die Teilung in obere und untere Aeste erfolgt ist, bleiben die oberen und unteren Nervengeflechte völlig voneinander getrennt.

Außerdem bilden sich Plexusverbindungen zwischen den ventralen Endästen der Spinalnerven, welche nicht zur Extremität verlaufen. Sie tauchen zwischen den Rr. cervicales des Plexus cervicalis und zwischen den Intercostalnerven im ganzen ventralen Teil des Rumpfmuskels (M. obliquus und rectus, Maurer, 1891) auf.

v. Davidoff hat von dem distalen Plexus der Extremitätennerven einen Teil, die „Längsstämme“, gefunden, d. h. Vereinigungen aller Rr. pteryg. inf. und sup. je zu einheitlichen Nervenstämmen, welche unmittelbar auf dem Metapterygium der Beckenflosse oder, durch eine Muskelschicht davon getrennt, über ihm liegen und in der Richtung der Längsausdehnung dieses Knorpels verlaufen. Von ihnen gehen erst die Aestchen aus, welche sich zwischen und schließlich in die Muskelfasern begeben. Bei der Brustflosse sind diese „Längsstämme“ entweder gar nicht vorhanden oder sie sind im Entstehen begriffen. Die Genese ist folgende. Die feinen Verzweigungen der Extremitätennerven sind innerhalb der Muskulatur der Flosse zu einem äußerst engmaschigen Netz verflochten. Die einzelnen Muskelfascikel, die Mm. radiales, des Hebe- und Senkmuskels, welche einigermaßen, aber durchaus nicht exakt, der Richtung und Zahl der Knorpelradien des Flossenskelettes entsprechen (Taf. XII, Fig. 1), werden von den Fasern dieses Netzes teils in den verschiedensten Richtungen durchbohrt, teils liegen die Nervenäste zwischen ihnen. In diesen Netzen

1) Mit wenigen Ausnahmen. Zu diesen gehört der R. pteryg. des 13. Nerven bei Scymnus und des 21. Nerven bei Odontaspis, welche an der Außenseite des Bauchmuskels liegen.

überkreuzen sich die Elemente der einzelnen Metameren ganz außerordentlich. Bezeichnet man die Mm. radiales, vom hintersten (α) beginnend [1]), mit griechischen Buchstaben, so kann man sich die Ausdehnungsgebiete haploneurer Muskelzonen und die Verschränkung mit gleichen Nachbargebieten anschaulich machen, wenn man die Anzahl der von jedem Nerven versorgten Muskeln beachtet und sieht, wie dieselben Buchstaben zum großen Teile in jedem Nervengebiete wiederkehren. In Fig. 1, Taf. XII, reicht z. B.:

Nerv 13 von γ—η (5 Mm. radiales)
„ 12 „ δ—ϑ (5 „ „)
„ 11 „ ζ—ι (4 „ „)
„ 10 „ ι—λ (3 „ „)
„ 9 „ $\varkappa$—μ (3 „ „)
u. s. w.

Es sind das dieselben Plexusverbindungen, welche man bereits bei allen höheren Wirbeltieren bis hinauf zum Menschen gefunden hat (siehe die Arbeiten von Fürbringer, Ruge, Mays, Bolk, v. Bardeleben und Frohse u. v. a. m.) und welche überall in den Muskeln selbst liegen. Je weiter nun die Endgebiete eines Nerven sich ausdehnen, um so mehr überkreuzen sie sich mit denen der Nachbarnerven. Schließlich liegen Aeste verschiedener Nerven, welche einander entgegengesetzten Verlauf haben, in derselben Richtung. Verschmelzen sie dann und liegen sie nahe der Eintrittsstelle der Rr. pteryg. in die Muskulatur oder noch vor dieser, so haben wir die v. Davidoff'schen „Längsstämme“ vor uns. Sie sind hochgradige Differenzierungen der überall in der Flossenmuskulatur enthaltenen Anastomosen.

v. Davidoff (1883, S. 151) hat versucht, die „Längsstämme“, die ich zu den distalen Plexusbildungen rechne, in einen genetischen Zusammenhang mit dem Plexus zu bringen, welcher bei der Ceratodusflosse am Zwischenstück, dem Basalglied der Stammreihe, sich findet, und mit den Anastomosen der Intercostalnerven bei Chimaera (Taf. X, Fig. 4). Er glaubt, daß erstere erst sekundär in die Flosse hineingerückt seien, nachdem sie ursprünglich mehr proximal gelegen hätten. Es ist das nicht richtig. Die proximalen Geflechte sind vielmehr Bildungen für sich, von denen jedes bei allen untersuchten Fischen ungefähr an derselben Stelle d. h.

1) Diese Bezeichnungsweise ist gewählt, weil die Zählung von dem Stammglied (Metapterygium-Basipterygium) auszugehen hat.

in gleich weitem Abstand von der Wirbelsäule gefunden wird. Ich habe bei jeder Gliedmaße einen vorderen und hinteren unterschieden. Zwischen ihnen liegen meist mehrere oder viele Flossennerven, welche keine proximale Vereinigung eingehen. Nur bei Ceratodus stoßen die Geflechte unmittelbar aneinander und sind verschmolzen. Die ursprüngliche Trennung ist an der Vordergliedmaße aber noch an der Art zu erkennen, wie der Plexus die Bauchwand durchsetzt. Dies geschieht an zwei Stellen, einer caudal und einer rostral gelegenen. Durch die erstere begeben sich die ganzen hinteren Aeste des Plexus und nur Aeste eines Teiles der vorderen, durch die letztere dagegen die ganzen vorderen Nerven und nur Aeste eines geringen Teiles der hinteren (Taf. IX, Fig. 1, S. 304). Diese relative Trennung wird auch während des Verlaufes der Nervengeflechte längs des Basalgliedes der Stammreihe des Flossenskelettes aufrecht erhalten. Erst dicht neben der Eintrittsstelle in die Flossenmuskulatur und innerhalb derselben findet die Verschmelzung der proximalen mit den distalen Plexusbildungen statt.

Im Prinzip ganz ähnliche Verschmelzungen der proximalen Nervengeflechte mit den distalen kommen auch bei Elasmobranchiern vor. Denn bei diesen lösen sich die Nervenvereinigungen, welche sich einmal im Rumpfgebiet gebildet haben, nicht etwa, um nochmals aufs neue in der Flosse zur Verschmelzung zu führen. Es geht vielmehr der Plexus proximalis als solcher durch die Bauchwand oder den Extremitätenbogen hindurch und tritt in der Flosse in direkten Verband mit dem distalen Plexus. Bei Ceratodus ist die Vereinigung nur eine ausgebreitetere, weil dort alle Flossennerven zu einem einzigen Plexus vereinigt sind, während bei den Haien nur die vordersten und in selteneren Fällen auch einige der hintersten proximale Geflechte bilden. Dem Teil des Plexus, welcher am Basalglied der Ceratodusflosse liegt, kommt keine besondere Dignität zu. Er ist nicht dem distalen Plexus zuzurechnen, sondern einem Teil des proximalen. Ferner sind die Ansae der Intercostalnerven bei Chimaera von einer imitatorischen Parhomologie mit den Plexus der Extremitätennerven deshalb von vornherein ausgeschlossen, weil sie ganz unabhängig von diesen entstanden sind. Denn obwohl diese Ansae bei Nerv 17—24 vorhanden sind, so entsendet doch entweder gar keiner ihrer serialen Komponenten oder nur einer Aeste zur Beckenflosse (Taf. X, Fig. 4). Diese Flossennerven selbst bilden dagegen einen proximalen Plexus lumbalis, der aber weit distal-

wärts von den betreffenden Nervenschlingen entfernt liegt (siehe Figur). Wären die distalen Geflechte bei Haien parhomolog den in der Nähe der Wirbelsäule gelegenen Ansae der Chimaera, so müßten diese Nervenverschlingungen durch den proximalen Plexus lumbalis hindurchgewandert sein, ohne ihn zu zerstören[1]).

Ob die distalen oder proximalen Plexusbildungen die älteren sind, läßt sich nur mutmaßen, da ich keinen Fisch fand, bei welchem nur die einen oder anderen vorhanden gewesen wären. In der Ontogenese legen sich die distalen früher an als die proximalen (Mollier: die ersteren entstehen durch Verschmelzung der Muskelknospen in ihren basalen Teilen, ehe der Extremitätengürtel angelegt ist. Erst dann vereinigen sich aber die letzteren völlig; 1893, S. 36). Da ferner die distalen Geflechte der Haie an Zahl der an ihnen beteiligten Nerven und an Innigkeit des Verbandes die proximalen bei weitem übertreffen, ist es wahrscheinlich, daß sie die älteren sind. Jedenfalls wandern die Nervenverbindungen nicht, wie v. Davidoff wollte, in proximo-distaler Richtung in der Weise, daß dort, wo sie einst lagen, später die Aeste wieder getrennt verlaufen, und daß Verbindung und Wiederauflösung an derselben Partie des Nerven aufeinander folgen, sondern die innige und allgemeine Nervenverbindung ist distal schon allgemein vorhanden, an sie schließt sich die proximale Vereinigung da, wo sie stattgefunden hat (Plexus omo- und pelico-pterygialis ant. und post.) an, und wird auch sie eine allgemeine (Ceratodus), so kommt es zu einer kontinuierlichen proximalen und distalen Plexusbildung, welche teils im Rumpfgebiet, teils zwischen Rumpfmuskeln und Extremität, teils in letzterer liegt.

An einen Ausbildungszustand wie den letzteren knüpfen die Extremitätenplexus höherer Wirbeltiere an [Plexus brachialis, lumbalis, sacralis, vergl. die Arbeiten von Fürbringer, Rosenberg, Solger, Ruge, Paterson[2]), Eisler, Bolk u. v. a.]. Dieselben

1) Ich rechne die Ansae der Intercostalnerven bei Chimaera zu den Plexus der ventralen Aeste der Intercostalnerven der Haie und komme bei diesen auf sie zurück (vergl. S. 372).

2) Da bei den Fischen allenthalben die Extremitätennerven als Seitenäste wohl ausgebildeter Intercostalnerven auftreten, beweisen sie gerade gegen Paterson [nicht umgekehrt, wie dieser Autor meint (1887, S. 630)], daß die Elemente der Extremitätenplexus nicht ganzen Intercostalnerven, sondern nur Teilen von solchen entsprechen.

sind zum größten Teil den Plexus proximales der Haie vergleichbar; die ursprüngliche Grenze der distalen Plexus ist aber verwischt und ohne specielle, diesem Zweck gewidmete Durcharbeitung des Materials nicht sicher aufzufinden.

Ihrer Lage nach sind die Plexus pterygiales der Vorder- und Hintergliedmaße stets durch einen Zwischenraum voneinander getrennt und sehr voneinander verschieden. Die ersteren liegen in der Nähe der Wirbelsäule und des Schädels, die letzteren nicht weit von der Bauchmittellinie entfernt. Bei Holocephalen, Selachiern und besonders bei Ceratodus ist das deutlich ausgeprägt (Taf. X, Fig. 1, 4, Taf. XI, Fig. 5, Taf. XV, Fig. 2).

Auch die Plexusverbindungen der ventralen Aeste der Intercostalnerven sind höchstwahrscheinlich älter als die Geflechte der Extremitätennerven. Denn sie sind im ventralen Bauchmuskel bei Myxinoiden und Petromyzonten von Wikström (1897) gefunden worden. Der Plexus cervicalis ist, wenn auch nicht bei Myxinoiden, so doch bei Petromyzonten vorhanden (Fürbringer, 1897). Es sind aber keine Thatsachen bekannt, daß diese Tiere einst Extremitäten besessen und später verloren hätten.

Bei Gnathostomen wird die Verflechtung der ventralen Aeste der Intercostalnerven eine sehr hochgradige. Bei Hexanchus z. B. versorgt, wenn ich die auf den Schultergürtel folgenden Interseptalmuskeln mit I, II, III u. s. w. bezeichne,

Nerv	5	die	Muskeln	I—IV,
„	6	„	„	I—VII,
„	7	„	„	I—VIII,
„	8	„	„	II—IX,
„	9	„	„	II—XI,
„	10	„	„	III—X,
„	11	„	„	IV—XII

u. s. w. (vgl. S. 293).

Die scheinbar einheitlichen „Myomeren“ des ventralen Teiles des Rumpfmuskels sind also keineswegs primitive, haploneure Muskelverbände, wie sie nach Wikström weiter dorsal in der paraxonischen Muskulatur sich erhalten haben. Das Vorkommen und die stattliche Entfaltung der Inscriptiones tendineae (Mykommata) kann daran nichts ändern. Man findet auch, daß dieselben gegen die Zwischensehnen der seitlichen Rumpfmuskulatur etwas verschoben sind und in ihrer Zahl nicht mit ihnen überein-

stimmen, ähnlich wie dies Maurer (1891) für Amphibien (namentlich Siredon) beschrieben hat. Sicherer als dies beweist der Nervenbefund, daß die Inscriptiones tendineae auch dann scheinbar unverändert sich wiederherstellen können, wenn der mono-metamere Aufbau der Muskulatur längst verloren gegangen ist. Finden sich in einem durch regelmäßige Myokommata eingeteilten Muskel wie der Halsmuskulatur (Fürbringer, 1897) und dem ventralen Rumpfmuskel der Haie zwischen zwei aufeinander folgenden Sehnen polyneure Muskelbündel (pseudometamere Muskeln), so darf man in dem Vorkommen von Inscriptiones tendineae schlechthin nicht mehr den Ausdruck einer primitiven Anordnung der Muskulatur erblicken. Speciell für die Bauchmuskulatur auch der höheren Wirbeltiere ist es auf Grund dieser Befunde bei den niedrig stehenden Selachiern, von denen jene ableitbar ist, im höchsten Grade wahrscheinlich, daß dort ebenfalls polyneure Muskeln auch in anscheinend intakten oder wenig veränderten Interseptalverbänden vorliegen [1]).

Bei Chimaera kommen zu diesen Plexus der ventralen Aeste der Intercostalnerven noch die in der Nähe der Wirbelsäule gelegenen Anastomosen hinzu. Die Stämme der Intercostalnerven teilen sich in zwei Aeste, von denen je ein vorderer mit je einem hinteren des vorhergehenden Nerven verschmilzt (Taf. X, Fig. 4). Ich möchte diese Spaltung der Intercostalnerven auf eine cranial gerichtete Verschiebung besonders beträchtlicher Natur im ventralen Rumpfbereich zurückführen, welche mit dem Ausfall einer Anzahl von Segmenten in der procoracoidalen Halsregion begleitet war. Letzterer ist dadurch bezeugt, daß auf den hintersten procoracoidalen Muskel, welcher von Nerv b (2) versorgt wird, als vorderster metacoracoidaler Muskel ein Abkömmling des 11. Metamers folgt (Specieller Teil, S. 297). Einen so beträchtlichen Verlust von Muskulatur deckten die ventralen Rumpfmuskeln, indem sie nach vorn in die Lücke sich einschoben und ihre Nervenäste (die vorderen Aeste eines jeden Intercostalnerven) mitzogen. Die hinteren Aeste deute ich mir als die primitiveren, welche ihre

---

1) Die Arbeiten von Maurer, Ruge, Seydel u. a. über die geraden und schrägen Bauchmuskeln haben uns bereits Andeutungen dieser metameren Umgestaltungen kennen gelehrt. Doch herrscht bei den genannten Autoren die Ansicht vor, daß die Interseptalmuskeln die ursprüngliche Metamerie fast rein bewahrt hätten (vergl. z. B. Seydel, 1891, Schlußwort).

ursprüngliche Lage der Innervation von unverändert metameren (paraxonischen) seitlichen Partien des Rumpfmuskels (Wikström) und ihren Beziehungen zur hinteren Extremität (S. 297) verdanken.

Nach dem Vorgang von Rosenberg, Gegenbaur, Fürbringer, Solger u. A., welche bei höheren Wirbeltieren die Plexusbildungen als Folgen der mannigfachsten Verschiebungen und Veränderungen im Gebiet der zugehörigen Muskulatur angesprochen hatten, erblickt v. Davidoff in dem von ihm entdeckten Plexus lumbalis (Collector) der Paläichthyier einen Beweis für die Wanderung der Hintergliedmaße nach hinten. Gegenbaur hat sich dazu folgendermaßen geäußert: „In der Wanderung der Gliedmaßen liegt nun ein solches Kausalmoment für die Plexusbildung, und durch v. Davidoff ist deren Entstehung dargethan worden. Es wird uns in der Bildung eines N. collector die erste Stufe gezeigt, an die sich andere anreihen. Wenn wir diese Befunde nur aus stattgehabter Lageveränderung der Hintergliedmaße samt ihrer, eben von jenem Nerven versorgten Muskulatur zu verstehen vermögen, so gilt das auch für die betreffenden Geflechte der höheren Wirbeltiere. Die hier bestehende Weiterbildung ist eine Differenzierung, die sich aus der an der Muskulatur vorgegangenen Differenzierung ableiten läßt“ (1879, S. 525). Die Differenzierungen sind nun besonders an den Nervengeflechten höherer Wirbeltiere studiert worden, aus denen man die Veränderungen in der Extremität selbst, besondere Ausbildung von Teilen derselben, Verschiebungen ihrer Bestandteile gegeneinander als wichtige Faktoren für die Umgestaltung der Plexus kennen lernte (Fürbringer und Ruge).

Gegen die Deutung v. Davidoff's sind außer dem ganz allgemein gehaltenen Einwand Balfour's („In any case our knowledge of the nature and origin of nervous plexuses is far too imperfect to found upon their characters such conclusions as those of Davidoff“, S. 662, 1881) direkte Widerlegungen meines Wissens nicht versucht worden. Dagegen haben Haswell und später Dohrn den Gedanken Balfour's aufgegriffen, daß die Plexus, wenn überhaupt von Bedeutung, dann als Zeichen einer sekundären Verkürzung der Flossenbasis zu deuten seien („it may, for instance, be a remnant of the time, when the pelvic fin had a more elongated form that at present“, 1881, S. 662). Haswell (1882, S. 10, 11) thut dies in einigen Worten, mit welchen er die Anschauung Balfour's wiederholt („and as the base of connection of the fin with the body become narrowed, these nerves

would be brought into closer connection with one another"). Dohrn hat, wie er glaubt, „glücklicherweise nachweisen können, daß ganz andere und eben durchaus begreifliche Prozesse zur Plexusbildung führten, nämlich das Einbegreifen von mindestens 10 und sehr häufig aber von ungleich mehr Urwirbelsegmenten und von ihnen herstammender Muskulatur in die Brust- und Beckenflossen. Jeder Urwirbel zog eo ipso den ihn versorgenden Spinalnerven mit in die Flosse hinein, und da die Flossen ursprünglich zwar mit breitester Basis dem Körper aufsitzen, nachher aber an der analwärts gelegenen Cirkumferenz sich ablösen . . ., so ergiebt sich eben mit Notwendigkeit, daß die Ansae und Plexus zustande kommen mußten, um ihre Nervenelemente durch die so sehr verschmälerte Basis der Extremität doch in die Flossenmuskeln gelangen zu lassen" (S. 189, 1884). Diese Anschauung hat die Zustimmung einer großen Zahl der Autoren gefunden und ist auch auf die Plexus der höheren Wirbeltiere ausgedehnt worden, wenn auch im einzelnen manche Verschiedenheiten der Auffassung bestehen (Wiedersheim, Mollier, Eisler u. v. a.).

Ich bezweifle, daß die Balfour(-Haswell-Dohrn)'sche Erklärungsweise prinzipiell verschieden ist („ganz andere Prozesse" Dohrn) von der durch Gegenbaur und seine Schüler geschaffenen. Sie enthält n u r e i n Moment der letzteren und wendet dies e i n s e i t i g mit Nichtachtung der übrigen an. Denn eine sekundäre Verschmälerung der Flossenbasis für die Plexusbildung verantwortlich machen, heißt nichts anderes, als Verschiebungen des vorderen und des hinteren Randes der Flosse oder nur eines von ihnen gegen den Rumpf annehmen. Nur wenn man, wie Mollier, die Verschiebungen in Wachstumsprozessen des Rumpfes und der Wirbelsäule (S. 70, 1893) sucht, sind dieselben nicht auf die Extremitäten zu beziehen. Bei konsequenter Durchführung und Berücksichtigung des Grades der anzunehmenden Veränderung der Wirbelsäule (z. B. bei Trygon Verlängerung um ca. 28 Wirbellängen) leitet aber eine solche Ansicht dazu, Inter- und Exkalationen oder Inter- und Expolationen im Sinne v. Jhering's zu postulieren. Diese können jedoch durch die Widerlegung, die ihnen namentlich seitens Fürbringer's (1879) zu teil geworden sind, als beseitigt gelten (vergl. dazu auch diese Arbeit, S. 378). Was den ersten Punkt angeht, so gedenke ich weiter unten das zusammenfassen zu können, was auch ich in der Struktur und Zusammensetzung der Plexus auf die Verschiebungen des Vorder- und Hinterrandes der Flossen zurückführen möchte.

Ganz generell reicht aber dieses Prinzip nicht aus, die Genese der komplizierten Plexusstrukturen zu erklären: es ist eines, aber nicht das einzige. Ich erinnere an die in den embryologischen Arbeiten nicht weiter berücksichtigte Verschmelzung und hochgradige Ueberkreuzung der haploneuren Muskelzonen in der Flosse (S. 383, Taf. XII, Fig. 1). Ebensowenig wie der Weber bei der Herstellung eines Gewebes mit buntfarbigem Muster eine Kette aus bunten Fäden benutzen kann, um etwa letztere bald hier, bald dort bloß zusammenzuraffen, ebenso wie er dabei die Fäden durchflechten und verknüpfen muß, wie es Kette und Einschlag mittelst der Schiffchen und deren flinken Bewegungen besorgen, so müssen auch diese Nervengewebe durch hinüber und herüber wandernde Bestandteile gleich innervierter Muskelfasern, durch Trennung alter und Vereinigung neuer Muskelkomplexe erklärt werden.

Ein ähnliches Beispiel haben wir in den Verbindungen der Bauchmuskeläste der Intercostalnerven (S. 386) kennen gelernt. Auch in die proximalen Extremitätenplexus setzen sich die peripheren Umgestaltungen fort. Denn selbst sie sind nicht bloße Aneinanderlagerungen von Nerven. Verfolgt man die einzelnen Stämme genau bei vorsichtiger Auseinanderbreitung, so findet man oft innige Verflechtungen, welche durch Spaltungen der Nervenfasern desselben Spinalnerven, Verschmelzungen mit anderen, Wiederauslösungen und neue Vereinigungen oder durch spiralförmige Umdrehungen der Komponenten umeinander bedingt sind[1]). Fundgruben von derartigen Details sind der Plexus lumbalis der von mir untersuchten Fische und die Plexus von Ceratodus (vergl. die Abbildungen). Andere Plexus sind einfacher gebaut, namentlich der Plexus cervico-brachialis. Hier sind die Schwierigkeiten der Auflösung oft mehr durch die Festigkeit des perineuralen Bindegewebes bedingt.

Daß sehr komplexe Bedingungen die Plexusbildung bewerkstelligen, geht auch aus dem Vorhandensein accessorischer Elemente in denselben hervor. Namentlich der Plexus lumbalis der Squaliden enthält solche, d. h. Nerven, welche nicht zur Flosse gehen, sondern an die Bauchmuskulatur sich verzweigen, welche aber Zeugnis dafür ablegen, daß auch in dieser Umgestaltungen, Lostrennungen von Bestandteilen primärer Metameren und Ver-

1) Eine Untersuchung auf Schnittserien bietet deshalb auch nicht die sichere Garantie einer genauen Auflösung.

schiebungen zwischen diejenigen anderer stattgefunden haben. Häufig sind dies solche Aeste der Intercostalnerven, welche mit den Extremitätennerven gar nichts zu thun und welche sekundär dem Plexus sich angegliedert haben. Häufig entspringen dieselben aber von den Flossennerven selbst, so daß man annehmen darf, daß ihre Endorgane ihre Verschiebung gleichzeitig und aus gleicher Ursache wie die Extremitäten unternahmen. Am auffälligsten ist dies bei den Nerven der Sägeplattenmuskulatur von Chimaera (Taf. X, Fig. 4, S. 373).

Die accessorischen Bestandteile sind außerdem noch von Wichtigkeit, da sie manchmal das ursprüngliche Vorhandensein eines Plexus nachahmen, wo die eigentlichen Plexusfasern, die Extremitätennerven, nicht mehr vorhanden sind (z. B. Notidaniden, Taf. XI, Fig. 1, rechts von Nerv 29, vergl. mit Fig. 2). Man kann das ursprüngliche Vorkommen von letzteren dann mutmaßen.

Die Entscheidung, welche Ursachen den Plexus im einzelnen Fall entstehen ließen, wird in den seltensten Fällen aus dem Studium des Plexus selbst hergeleitet werden können. Wenn ich auch nicht leugnen will, daß eine mehr lockere oder mehr innige Struktur geringere oder größere Revolutionen im Bereich der Endorgane vermuten läßt, so sind doch die veranlassenden Momente zu mannigfaltig und noch zu wenig untersucht, um zur Zeit die Feinheiten des Aufbaues eines Plexus zu Schlußfolgerungen verwerten zu können. Die Deutung wird wesentlich die Zahl, Dicke, Lage und metamerische Stellung der Komponenten und ihre distale Verbreitung berücksichtigen und die Plexus im aufgelösten Zustand zum Vergleich benutzen müssen, wie dies andere an einem größeren Material häufig und besser dargethan haben (vor allem Fürbringer, Ruge u. a.).

Von den Verschiebungen und Wanderungen, welche als Ursachen der Plexusbildung angegeben worden sind, müssen alle Berücksichtigung finden. Man wird sich somit hierbei nicht bloß auf die größere oder geringere metamerische Verbreiterung oder Verschmälerung der Extremitätenbasis beschränken, sondern auch namentlich den cranio-caudalen Wanderungen der Gliedmaßen und den mannigfaltigen aktiven Größen- und Lageveränderungen der auf ihnen befindlichen Muskeln Rechnung tragen müssen. Es ist Sache des Vergleiches aller Instanzen miteinander, herauszufinden, welche von ihnen hier, welche dort bei der Bildung der Extremitäten ausschlaggebend gewirkt haben.

3. Die Nervenkanäle der Gliedmaßenbogen.

Wanderungen der ganzen Gliedmaßen längs des Rumpfes unterscheiden sich von Verschiebungen der Flossen oder ihrer Teile dadurch, daß an ersteren der Träger der Extremität, der in den Rumpfmuskel eingebettete Gliedmaßenbogen, beteiligt sein muß, während er an letzteren nicht teilnimmt. Schulter- und Beckengürtel gehen, wie seit Cuvier bekannt ist, bestimmte Beziehungen zu den Flossennerven ein, indem eine verschieden große Zahl von solchen in besondere Kanäle des Knorpels teils für sich allein, teils zusammen mit Gefäßen der Extremität eingeschlossen werden. Die Erforschung ihrer Genese verspricht daher, einen Einblick in die Verschiedenartigkeit der Verschiebungen unter den Endorganen der eingeschlossenen Nerven zu gewähren. Die andere, von Gegenbaur erkannte und viel von ihm und seinen Schülern verwendete Bedeutung dieser Kanäle für die Homologisierung der Teile des Gliedmaßenskelettes bei den Wirbeltieren kommt hier weniger zur Anwendung, da bei den von mir untersuchten Tieren die Bestimmung, was Becken- und Schulterbogen sei, keine Schwierigkeiten macht[1]).

Gegenbaur hat bei den Knorpelkanälen konstant vorkommende und weniger konstante unterschieden. In erstere (Hauptkanal) ist der Plexus brachialis und lumbalis (Pl. omo- und pelico-pterygialis anterior) eingeschlossen. Durch die accessorischen Kanälchen verlaufen Aestchen von auf ihn folgenden Nerven. Von den Paläichthyern besitzen nur die Dipnoer (Ceratodus) weder im Becken- noch Schultergürtel Knorpelkanäle. Bei den Squaliden kommt es manchmal vor, daß im Schultergürtel keine vorhanden sind (Carcharodon, Spinax). Ich konnte zeigen (bei Spinax), daß in solchen Fällen ein sekundärer Verlust vorliegt. Der Kanal verschiebt sich zum caudalen Rand des Knorpels, wird zur Rinne und verschwindet schließlich ganz. Die ursprünglich diazonalen Nerven liegen dann hinter ihm.

Während Gegenbaur und v. Davidoff auf dem Standpunkt stehen, daß bei Ceratodus und seinen Vorfahren Knorpelkanäle nie vorhanden gewesen, diese vielmehr erst von den Selachiern erworben worden seien, halten andere Autoren (besonders Wiedersheim) dieselben für einen primitiven Erwerb der Extremitätengürtel, der in die ersten Stadien der Bildungsgeschichte derselben

---

1) Ueber Chlamydoselachus siehe S. 360.

fällt. In allen Fällen, in denen sie fehlen, soll entweder ein Stützbogen noch gar nicht vorhanden oder eine nachträgliche Reduktion (Ceratodus) eingetreten sein.

Für Ceratodus sind Thatsachen, die eine Reduktion beweisen, nicht beigebracht worden. Bei denjenigen Squaliden, bei welchen die Kanäle sekundär verschwunden sind, finden sich dagegen immer dergleichen. Wenn Wiedersheim sich auf die geringe Ausbildung des lateralen Abschnittes des Beckens bei Ceratodus stützt und glaubt, der betreffende (mit Nervenlöchern versehene) Teil des Beckens fehle überhaupt beim Lungenfisch (1892, S. 39), so lassen sich dem genug Beispiele von Squaliden gegenüberstellen, wo auch das Becken sehr schmal ist und wenig über die Mittellinie lateral hinausragt (z. B. Chlamydoselachus), wo aber doch, und häufig in nicht geringer Zahl, Kanäle sich finden. Außerdem ist der Schultergürtel von Ceratodus selbst unzweifelhaft im vollen Besitz der lateralen und dorsalen Bestandteile, aber bei ihm fehlen trotzdem die Kanäle. Man müßte außerdem, wenn man eine Reduktion der Kanäle, ähnlich derjenigen an dem Squalidenschulterbogen beobachteten, annehmen wollte, das Fehlen der Kanäle im Schultergürtel und Becken des Ceratodus auf verschiedene Weise deuten. Denn bei Squaliden werden die Kanäle deshalb manchmal in caudaler Richtung ausgeschaltet, weil (s. unten) der Schultergürtel in immer weiter vorn liegende Nerventerritorien wandert, bis schließlich die metamere Umbildung der Nerven und Muskeln zum Verlust aller Einschlüsse des Knorpelkanals führt. Beim Schultergürtel des Ceratodus könnte man infolge seiner Lage wohl an analoge Prozesse denken; direkte Anhaltspunkte finden sich aber nicht. Beim Becken sind jene direkt auszuschließen. Der vordere Teil des Plexus lumbalis umfaßt hier Elemente, die um 8—9 Metameren weiter rostral liegen als das Becken (Taf. XVII u. X, Fig. 1). Die metamere Umbildung in caudo-cranialer Richtung müßte bis zu ganz anderen Graden fortgeschritten sein, ehe man aus gleichen Ursachen, wie beim Schultergürtel einiger Squaliden, einen Verlust supponierter Kanäle vermuten könnte.

Wenn ich deshalb auch keinen Grund sehe, welcher den Mangel der Knorpelkanäle beim Lungenfisch einem sekundären Verlust zuzuschreiben nötigte, so bleibt doch noch die Aufgabe übrig, die Kanäle der Selachier und Holocephalen auf Elemente des Baues ihrer Flossen zurückzuführen, welche den Dipnoern fehlen.

Durch ontogenetische Untersuchungen (Mollier) ist bei den Kanälen beider Extremitätengürtel der Selachier die sekundäre Entstehung durch Reduktionsprozesse der vorknorpeligen Anlage nachgewiesen worden. Ueber die Richtung, in welcher jene vor sich gehen, geben Mollier's Mitteilungen nur die Auskunft, daß dieselben dort zustande kommen, wo das primäre Basale bei der medialen Vorwucherung mit seinem proximalen Ende auf die Rumpfmyotome stößt. Andererseits erwähnt dieser Autor, daß Verschiebungen der Nerven behufs engerer Vereinigung noch eintreten, wenn schon der Einschluß derselben in die knorpelige Anlage erfolgt ist (1893, S. 36). Diese Verschiebungen müssen caudo-cranial oder umgekehrt gerichtet sein.

Die Vergleichung zeigt sehr ausgiebige Verschiebungen der Kanäle und zwar im allgemeinen in der Richtung vom hinteren Rand des Gliedmaßenbogens nach seinem vorderen hin [1]). Die Kanälchen finden sich in verschieden großer Zahl, beim Schultergürtel steigt dieselbe bis zu 11 (Trygon), beim Beckengürtel bis zu 7 (Myliobatis) unter den von mir untersuchten Fischen. In letzterem hat Garman bei Chlamydoselachus (1885) 8 gezeichnet. An einen Zustand, wo eine Nervenrinne in den caudalen Rand des Beckens eingeschnitten ist (Nerv 53 Chlamydoselachus, Nerv 40, 41 Pristis, Taf. XVII), schließt sich ein weiterer an, wo zwar ein völliger Einschluß erfolgt ist, aber das Kanälchen noch dem caudalen Rand sehr nahe liegt (Nerv 38 Rhinobatus, Taf. XIV). Darauf folgen Stadien, wo der Kanal bis zur Vereinigung mit mehr vorn gelegenen Kanälen (Hauptkanal, Brustgürtel) oder weiter bis zur Annäherung an den rostralen Rand des Gliedmaßenbogens (Nervenrinne am Vorderrand des Beckens: Nerv 38 Heptanchus, Taf. XVII) und schließlich zum völligen Schwund (Becken: Acanthias) fortgeschritten ist. Daß die Nervenlöcher in der That vorwiegend [1]) caudo-cranial wandern und daß sie nicht vom cranialen Knorpelrande her zur Ausbildung kommen, ist schon daraus zu schließen, daß beim Schultergürtel nie eine Annäherung des vordersten, des Hauptkanals, bis an den Vorderrand und eine Aus-

1) Wanderungen der Kanäle von vorn nach hinten kommen vor z. B. bei Spinax (Brustgürtel, S. 280) vielleicht auch Carchariiden, Scymnus, Pristis, Chimaera (Beckengürtel, S. 356, 373), sind aber sekundärer Natur und folgen erst auf frühere Wanderungen in umgekehrtem Sinne oder sind durch besondere Kombinationen von verschiedenen Verschiebungen bedingt.

lösung seines Inhalts, wie manchmal beim Becken, beobachtet wurde. Es können also die zahlreichen Nerven, welche wir in ihm finden, gar nicht vom rostralen Rand her in ihn eingewandert sein. Beim Becken von Torpedo ocellata fand ich außerdem durch den Vergleich eines von MOLLIER untersuchten Embryos mit dem von mir präparierten ausgewachsenen Tier eine lebhafte caudo-craniale Verschiebung, da statt Aesten des 31.—33. Spinalnerven wie bei ersterem solche vom 32.—34. bei letzterem den Knorpel passieren, und da im dorsalen Fortsatz des Beckens bei ersterem ein Foramen mit einem Ast von Nerv 32, bei letzterem eine Rinne am rostralen Rand mit einem Ast von Nerv 34 besteht (Textfig. 1, S. 331).

Die caudo-cranial gerichtete Verschiebung der Kanälchen läßt sich entweder durch eine caudale Wanderung des Extremitätenbogens oder eine craniale Verschiebung der Endorgane der eingeschlossenen Nerven, der Flossenmuskeln, oder eine Kombination beider Momente erklären.

Die Kanälchen verlaufen unter sich in vielen Fällen parallel. Bei Notidaniden (Hexanchus) divergieren dieselben jedoch von innen nach außen, indem ein oder zwei Kanäle (bei verschiedenen Individuen) an der medialen Eintrittsöffnung mit dem Hauptkanal vereinigt sind, an der lateralen Wand des Knorpels dagegen getrennt von ihm mit eigenen Austrittsöffnungen enden. Die lateral gerichtete Divergenz macht eine peripher vom Schultergürtel sitzende, an die Flossenmuskulatur geknüpfte Ursache ihrer Entstehung wahrscheinlich. Außerdem schwanken die Einschlüsse, namentlich des Hauptkanals des Schultergürtels, nicht nur ihrer serialen Reihenfolge, sondern auch ihrer Zahl nach sehr erheblich (s. Taf. XVII, Rochen). Letzteres kann durch eine Verschiebung des Knorpels nach hinten nicht ausreichend erklärt werden; denn z. B. bei Lamniden (Taf. XVII, Odontaspis) ist eine ziemlich bedeutende metamere Umwandlung in dieser Richtung nicht mit einer Zunahme der Zahl der diazonalen Nerven verbunden. Schließlich ist auch direkt die Beteiligung von Verschiebung der Endorgane der diazonalen Nerven an der Genese der Kanäle dadurch zu erweisen, daß der letzte (caudalste) in den Hauptkanal des Schultergürtels eingeschlossene Nerv bei allen darauf untersuchten Tieren solche Muskeln der Brustflosse versorgt, welche auf derselben Stelle des Flossenskelettes liegen, nämlich am lateralen Rande des Mesopterygiums, an der Verbindungsstelle mit dem Propterygium (S. 285). Man wird daraus schließen müssen, daß die Anzahl der vor diesem letzten Hauptlochsnerven

liegenden Aeste zunimmt (bei Rochen kann sie bis auf 56 steigen, Trygon Taf. XVII), weil eine Ausdehnung des Flossenskelettes und des jenes bewegenden Muskelapparates von jener Meso-Propterygial-Grenze aus nach vorn stattfindet.

Dadurch ist eine Ursache der Entstehung der Kanälchen in der Verschiebung derjenigen Muskulatur erkannt, welche mit ihren Ursprüngen an die Radien des Flossenskelettes und deren Basalia geheftet ist und welche mit diesen vom hinteren Rand der Gliedmaßengürtel auf die laterale Fläche wandert[1]. Es stimmt dies mit dem Befund bei Ceratodus gut überein. Denn beim Lungenfisch kommen Verbindungen des Skelettes der Flosse außer durch das basale Glied der Stammreihe (Zwischenstück) nicht vor. Dieses ist mit dem hinteren Rand des Extremitätengürtels gelenkig verbunden. Infolgedessen fehlen auch die Knorpelkanäle.

Die metamere Umwandlung der diazonalen Nerven kann andererseits nur eine Folge von Wanderungen der Gliedmaßenbogen längs des Rumpfes sein. Diese Umwandlung ist jedoch nur eine Teilerscheinung der metamerischen Umgestaltung, welche bei Verschiebungen der Extremitäten sämtliche Nerven trifft. Sie hat mit den Knorpelkanälen an sich nichts zu thun. Von hoher Wichtigkeit ist dieselbe deshalb, weil sie solche Nerven trifft, welche rein topographisch den Stützorganen der Gliedmaßen angehören. Dies ermöglicht, eine Unterscheidung zu Gunsten einer Verschiebung der ganzen Gliedmaße (inkl. des Gliedmaßengürtels) gegenüber solchen von Teilen derselben (ohne Beteiligung des letzteren) zu machen. Denn die diazonalen Nerven könnten metamere Umgestaltungen nicht erleiden, wenn der Extremitätenbogen selbst sich nicht bewegte.

Wenn ich den metamerischen Verschiebungen bei der Entstehung der Kanäle nur eine sekundäre Rolle zuweisen kann, so sind sie manchmal bei regressiven Vorgängen (sekundärem Verschwinden von Kanälen) in erster Linie beteiligt. Wenigstens geht aus dem erwähnten sicheren Befund eines sekundären völligen Verlustes der Kanäle bei Spinax (Brustgürtel, S. 280) hervor, daß derselbe sich vorbereitet durch eine allmählich fortschreitende metamerische Reduktion der Nerveneinschlüsse von hinten her. Diese ist durch die Verschiebung des Knorpels nach vorn bedingt

1) Auf die accessorischen Kanälchen und sie betreffende weitere Momente komme ich unten zu sprechen.

Da ein Ersatz der ausscheidenden Nerven durch eine metamerische Apposition von vorn her schließlich nicht mehr zustande kommt, wird auch der Knorpelkanal überflüssig[1]).

Beide Momente, die Verschiebung der Endorgane der diazonalen Nerven (der Extremitätenmuskeln) nach vorn und die Wanderung der ganzen Gliedmaße nach hinten, sind für die Entstehung, den Bestand und die Einschlüsse der Nervenkanäle von ursächlicher Bedeutung. Gelingt es, wie beim Hauptkanal des Schultergürtels, die Beziehungen der Nerven zu bestimmten Teilen des Flossenskelettes (Meso-Propterygialgrenze) zu eruieren, so kann man zwischen dem Anteil der einen und der anderen Ursache unterscheiden. Denn die Zahl der diazonalen Nerven fällt in diesem Fall der cranialen Verschiebung des Propterygiums und seiner Muskulatur, die metamerische Stellung derselben der Verschiebung der ganzen Gliedmaße zur Last. Aehnliche Beziehungen aufzudecken, muß Aufgabe weiterer Untersuchungen sein.

In anderen Fällen, in denen der Hauptkanal der Gliedmaßenbogen bei Selachiern fehlt, ist er gleichfalls sekundär verschwunden. Beim Becken der Squaliden (Heptanchus, Acanthias) sieht man ihn beim Vergleich verschiedener Individuen bis zum Vorderrand des Knorpels rücken, zur Rinne werden und verschwinden. Der Plexus lumbalis liegt dann prozonal (Taf. XVII). Bei Rochen besitzt Pristis ein Mittelstadium, wo ein Aestchen des Plexus noch im Knorpel liegt (Taf. XV, Fig. 4). Im Brustgürtel erreicht der Hauptkanal dagegen nie den vorderen Rand des Knorpels. Die muskulösen Endorgane der diazonalen Nerven bei Brust- und Beckenflosse unterscheiden sich nun dadurch, daß bei ersterer die Ursprünge an das Knorpelskelett gebunden sind (Propterygium, vorderer Rand des Schultergürtels), daß sie bei letzterer sich jedoch auf die Rumpfwand oder auf einen Fortsatz des Beckens (Proc. anterior) ausdehnen, welcher weiter cranialwärts über das Propterygium hinaus ragt (Rajiden). Im letzteren Fall wird der Hauptkanal frei von

1) Der Umweg, welchen die Nerven machen müßten, wenn der Gliedmaßengürtel über ihr Ursprungsgebiet nach hinten verschoben ist und wenn Kanäle nicht beständen, verringert sich natürlich, je mehr sich der Knorpel den Nervenursprüngen nähert. Er kann schließlich so gering werden, daß der diazonale Weg keine erhebliche Abkürzung mehr gegenüber dem metazonalen, dicht auf den Knorpel folgenden Verlauf bedeutet.

seinen Beziehungen zum Propterygium[1]); seine Einschlüsse wählen den kürzeren, prozonalen Weg, sobald die Ursprünge der vorderen Bauchflossenmuskeln vor das Basale des Propterygiums gelangen (vergl. besonders Rhina, Taf. XII, Fig. 6). Bei Rochen ist ganz regelmäßig mit dem Plexus lumbalis auch der Hauptkanal im Becken verschwunden (außer dem Rudiment bei Pristis). Es sind nur accessorische Kanälchen bei ihnen vorhanden, wie auch in seltenen Fällen und individuell bei Squaliden (Heptanchus, Acanthias, Rhina, Taf. XVII).

Man findet besonders viele accessorische Kanälchen in solchen Gliedmaßenbogen, welche (in cranio-caudaler Richtung) sehr breit sind (Chlamydoselachus-Becken; Schultergürtel mancher Rochen, namentlich solcher mit selbständig artikulierenden Radien, Trygon); aber auch in schmalen kommen viele vor (Rhina- und Myliobatis-Becken). Manchmal giebt es viele mit nur geringzifferigen Einschlüssen, manchmal wenige mit vielzifferigen (Trygon- und Myliobatis-Schultergürtel, Taf. XVII). Man kann durch den Nervenbefund Spaltungen von einzelnen Kanälen in zwei nachweisen (Rhina Nerv 35, Chlamydoselachus Nerv 35 bis 47) und findet Verschmelzungen von mehreren zu einem (Trygon walga, letztes ventrales und vorletztes dorsales Kanälchen des Schultergürtels; bei Trygon pastinacca sind nach HASWELL gar keine accessorischen Kanälchen vorhanden; sie müßten demnach mit dem Hauptkanal verschmolzen sein). Eine Deutung dieser Mannigfaltigkeiten ist ohne Kenntnis der distalen Verbreitung der Nerven nicht möglich. Ihre Bedeutung steht, wie ihre Inkonstanz lehrt, hinter der des Hauptkanals zurück. Es ist deshalb nicht angängig, in dem Vorkommen vieler Kanäle (Chlamydoselachus: WIEDERSHEIM, MOLLIER) ganz generell etwas Primitives zu erblicken und Gliedmaßengürtel, in denen nur der Hauptkanal vorhanden ist, durch Annahme von Reduktionen aus stark durchlöcherten Bögen abzuleiten. Die Ursachen der Genese der Kanälchen erhärtet die ursprünglich entgegengesetzte Folge in ihrem Auftreten. Reduktionen kommen wohl vor, sind aber sekundärer Natur. Bei Chlamydoselachus selbst liegen außerdem die sekundären Vorgänge klar zu Tage. Die beiden vordersten Kanäle sind, wie oben erwähnt,

1) Ich halte es für wahrscheinlicher, daß der Ursprung der Beckenmuskulatur vom Rumpf mit der ursprünglichen Befestigung der Ursprünge sämtlicher Extremitätenmuskeln an diesem nichts zu thun hat, daß hier vielmehr sekundäre Prozesse vorliegen (S. 374). Ich komme auf diese Frage noch weiter unten zurück.

durch Spaltung aus einem entstanden. Die Nervenrinne am hinteren Rand ist ein im Entstehen befindlicher Kanal. Denn in dem älteren Exemplar von GARMAN sind bei gleicher relativer craniocaudaler Ausdehnung der Beckenplatte wie bei meinem jüngeren Tier mehr Löcher vorhanden. Auch die unregelmäßigen Abstände deuten auf sekundäre Prozesse hin. Schließlich ist die primitive Stellung von Chlamydoselachus kein Grund, auch das Becken für primitiv zu halten. Denn die stark nach hinten verschobene Lage desselben (Taf. XVII), Umbildungsprozesse des Bauchmuskels, welche zur Entstehung des „Kieles" (GARMAN) und seiner Muskulatur führen (Taf. XIII, Fig. 1 u. 2), und vielleicht sogar Verschmelzungsprozesse am Becken selbst (Vereinigung der Beckenplatte mit dem Basale propterygii) weisen darauf hin, daß neben den primitiven Merkmalen gerade im Bereich der Hintergliedmaße auch hoch differenzierte Prozesse bei Chlamydoselachus sich abgespielt haben (S. 358—360).

GEGENBAUR hat die Frage aufgeworfen, ob nicht neu hinzukommende Nerven in die Kanälchen auf dem Wege der Ontogenese eingeschlossen würden (1895 S. 140 Anm.). Die zahlreichen feinen Abstufungen im Entfernungsverhältnis der Kanälchen und in den Graden beginnender oder halb vollzogener Verschmelzung (vergl. Hexanchus, Taf. XI, Fig. 3 u. 4) deuten aber darauf hin, daß der Angliederungsprozeß durch direkte Wanderung der Kanälchen erfolgt und auch in postembryonaler Zeit fortdauert. Man findet manchmal auch Hautnervenästchen, welche um den Schultergürtel herum verlaufen und auf kurze Strecken in Rinnen oder auch in geschlossene Kanälchen mit äußerst dünnem Knorpeldach (letzteres beobachtete ich bei Hexanchus) eingeschlossen sind. In embryonaler Zeit ist die Wanderung der Kanälchen in der Knorpelanlage bei Selachiern von MOLLIER wenigstens in Andeutungen (1893), bei Knochenfischen von SWIRSKI (1880) und bei Ganoiden von MOLLIER (1897) in deutlicher Ausbildung beobachtet worden. Wie sich die feineren histiogenetischen Prozesse, namentlich im ausgebildeten Knorpel dabei vollziehen, ist freilich unbekannt. Doch kann an sich das Eindringen eines Nerven selbst in fertigen Knorpel nichts Auffallendes haben (wobei man sich natürlich diesen Vorgang nicht grob mechanisch vorstellen darf), da selbst das Umschlossenwerden von Nerven durch Knochengewebe bei höheren Wirbeltieren beobachtet wird (z. B. N. medianus durch Humerus: Proc. supracondyloideus als Varietät beim Menschen, Nervenloch bei Lemuren etc.).

II. Ergebnisse.

In den vorhergehenden Kapiteln habe ich das wesentliche Handwerkszeug gesammelt, das zu einer Bearbeitung der Extremitätenverschiebungen notwendig ist. Dasselbe ist durchaus nicht vollständig und auch in mancher Hinsicht für die Zwecke, die ich in den folgenden Blättern verfolge, unzulänglich. Andere Mittel, die Fragestellungen zu beantworten, wie beispielsweise die Kenntnis der peripheren Verbreitung der Nerven in den Flossen selbst und das Studium der Bauchmuskulatur, in welcher die Extremitätengürtel liegen und sich bewegen, sind erst roh bearbeitet und bedürfen eines weit feineren Schliffes, ehe ihnen die gebührende Gleichstellung mit den anderen eingeräumt werden kann. Immerhin scheint es mir möglich, über einige hervorspringende Punkte bei den Verschiebungsprozessen ins Reine zu kommen. Ich will zunächst versuchen, die Wanderungen der ganzen Gliedmaßen von den für allgemeine Fragen weniger wichtigen gegenseitigen Verschiebungen einzelner Teile innerhalb der Extremitäten zu sondern, um dann ersteren allein mich zuzuwenden und an der Hand derselben den Ort aufzusuchen, an welchem jede der Gliedmaßen ursprünglich entstanden ist. Ein weiteres Kapitel soll die Beziehungen zwischen der Muskulatur und dem Skelett der Flossen behandeln.

1. Verschiebungen der Gliedmafsen.

a) Wanderung der ganzen Extremität.

Vergleicht man auf Taf. XVII die Ausdehnung der Innervationsgebiete der Hintergliedmaßen bei den untersuchten Fischen miteinander, so findet man ganz außerordentliche Unterschiede (9 Nerven bei Prionodon als Minimum, 29 bei Rhina als Maximum).

Betrachtet man dagegen die Bauchflossen der Tiere selbst, so sind beträchtliche Größenunterschiede zwar auch vorhanden, diese sind aber nur selten den numerischen Größen des Innervationsgebietes kongruent. Man kann dies entnehmen aus dem Vergleich der relativen Zahl der Nerven mit der relativen Zahl der Knorpelradien der Flosse desselben Fisches, da letztere einen ungefähren Maßstab für die Ausdehnung der Flosse im Verhältnis zur Körpergröße abgiebt. Man findet im dritten Abschnitt dieses Teiles (II, 3) eine Zusammenstellung von ihnen. Es ist z. B. die

Flosse von Chlamydoselachus etwa so groß wie die von Trygon, ihr Innervationsgebiet aber mehr als doppelt so groß. Die Heptanchusbauchflosse ist erheblich kleiner als diejenige von Rhinobatus, ihr Nervenbezirk jedoch größer als bei jener. Im allgemeinen ist die Anzahl der Bauchflossennerven bei Squaliden beträchtlich größer als bei Rochen, ohne daß die Bauchflosse selbst entsprechend größer wäre. Nur Rhina macht eine Ausnahme mit ihrer großen Beckenflosse, die aber auch ihrem Skelettbau nach (starke Ausbildung des Propterygiums) eine ganz eigenartige Stellung einnimmt.

Vergleicht man ferner bei Squaliden (Taf. XVII) die Innervationsgebiete der Bauchflosse mit denen der Brustflosse, so sieht man, daß letztere nur selten größer, meist kleiner und oft beträchtlich kleiner als erstere sind. Es ist aber allgemein bekannt, daß die Brustflosse der Haie meist größer und kräftiger entwickelt ist als die Beckenflosse, da ihr weit größere Leistungen bei der Lokomotion als dieser zukommen (vergl. diesen Teil, Abschnitt 3, die Knorpelstrahlen). Es kommt hinzu, daß die Interpterygialzone der Haie ursprünglich zur Innervation der Bauchflosse beigetragen hat. Denn bei Rhina, bei welcher die Interpterygialzone im Entstehen begriffen ist, da die Muskeln im Zwischenflossenraum zum Teil schon aus rudimentären und außer Funktion befindlichen Fasern bestehen (Taf. XII, Fig. 6), welche beim ausgewachsenen Tier vielleicht schon verschwunden sind [1]), gehören diese Muskeln zur Beckenflosse. Außerdem beginnt bei den Squaliden, Holocephalen und Dipnoern der Plexus lumbalis mit sehr feinen Aestchen, und der erste Flossennerv ist manchmal (besonders bei Notidaniden, Chimaera, Ceratodus) von mikroskopischer Feinheit, so daß die heutigen Hilfsmittel eine sichere Isolation und Verfolgung bis zur Muskulatur der Flosse selbst nicht immer ermöglichen (Heptanchus). Man kann die Grenze zwischen Interpterygialzone und zwischen Plexus lumbalis deshalb als eine flüssige betrachten. Dies zeigt sich auch darin, daß der Plexus lumbalis bei Notidaniden sich durch einen Pseudoplexus nach vorn bis in das Nervengebiet der Brustflosse hinein fortsetzt (Taf. XI, Fig. 1). Derselbe besteht nur aus Elementen, die beim eigentlichen Plexus lumbalis accessorischen Charakter haben, ahmt aber in der Form den echten Plexus nach. Man kann daraus, wie im vorhergehenden Abschnitt erwähnt wurde, auf einen ehemaligen Gehalt von Flossennerven mutmaßlich schließen.

1) Ich untersuchte einen fast reifen Embryo.

Rechnet man daraufhin die Interpterygialnerven der Squaliden, Holocephalen und Dipnoer noch zu dem Innervationsgebiet der Beckenflosse hinzu, so resultiert eine Größe, welche manchmal diejenige der Nervenzone der größten Brustflossen der jetzt lebenden Rochen fast erreicht (Taf. XVII, Chlamydoselachus und Trygon; S. 340, 346).

Bei den Rochen deutet die Innervation der Bauchflosse ebenfalls auf eine einst beträchtlichere Ausdehnung des Nervengebietes nach vorn. Pristis, der einzige Roche unter den untersuchten Fischen, mit einer ausgebildeten Interpterygialzone ist auch der einzige, welcher einen Plexus lumbalis besitzt. Die anderen Rochen haben denselben sekundär eingebüßt, indem sie durch die Vergrößerung der Brustflosse zuerst der Interpterygialzone und dann auch des Plexus verlustig gegangen sind. Man kann dies aus dem Vergleich des Nervenbefundes bei einem Embryo und ausgewachsenen Tieren von Torpedo ocellata schließen. Bei ersterem entsendet der 28. Nerv den letzten Brustflossenast, der 29. Nerv den ersten Beckenflossenast; bei letzteren liegt die Grenze zwischen Brust- und Beckenflossennerven zwischen 30. und 31. Nerv (S. 331 Textfig. 1). Es hat sich die Brustflosse bei den ausgewachsenen Zitterrochen soweit ausgedehnt, daß die beiden vordersten serialen Nerven der Bauchflosse verloren gingen. Aehnlich wird es den ursprünglich vor diesen befindlichen Nerven der Flosse bei den Vorfahren von Torpedo gegangen sein (vergl. auch S. 375 Anm.). Wie weit aber der Nervenbereich der Rochenbauchflosse einst nach vorn reichte, dafür fehlen freilich jene direkten Anhaltspunkte (vor allem der Plexus lumbalis), welche wir bei den anderen Chondropterygiern benutzen konnten.

Die ursprünglich weite Ausdehnung der Innervationszone der Beckenflosse nach vorn bei allen untersuchten Paläichthyern und die jetzige teilweise (Plexusäste) oder völlige Reduktion (Interpterygialnerven bei Squaliden, Rochen) ist nur durch eine Wanderung der Hintergliedmaße nach hinten (caudalwärts gehende, progressive Wanderung) zu erklären. Balfour (1876) hat in dem Plexus das Rudiment einer ursprünglich größeren Bauchflosse vermutet und die jetzige durch Reduktion aus jener abgeleitet. Diese Annahme wird aber widerlegt durch die Thatsache, daß der Plexus lumbalis mit allen seinen Komponenten, auch den vordersten, durch den Hauptkanal des Beckens verläuft oder ursprünglich verlief und daß er bei Ceratodus hinter dem Becken liegt. Es muß der Extremitätengürtel die Verschiebung mitgemacht,

und die Wanderung die ganze Extremität betroffen haben. Diese wird auch nicht zu der Zeit, wo das Becken weiter vorn lag, erheblich größer als jetzt gewesen sein, so daß eine Verkürzung des kaudalen Randes unter gleichzeitiger progressiver Wanderung des rostralen Randes die jetzige Form erzeugt hätte. Denn für Fische mit Beckenflossen von so ungeheuren Größen, wie man sie dann postulieren müsste (siehe oben), giebt es kein Analogon. Selbst Rhina käme dagegen nicht in Betracht. Außerdem ist die Größe seiner Beckenflosse eine specifische Neubildung, wie schon aus dem eigenartigen Propterygium hervorgeht. Es wären schließlich so große Bauchflossen mit Becken, die am vorderen Rande derselben liegen müßten, mechanisch undenkbar. Denn je größer die Flosse wird, um so genauer stellt sich der Gliedmaßenbogen, der sie zu tragen hat, in ihre Mitte, so daß Skelett und Muskulatur mit ihrem Gewicht nach beiden Seiten ungefähr gleich verteilt sind (Rochenbrustflosse, Taf. XVII). Die nachweisbare Situation am Vorderrande wäre daher für eine knorpelige Fischflosse von der angenommenen Größe die mechanisch ungünstigste[1]).

Die progressive Wanderung der Hintergliedmaße muß mit ihren früheren Stadien weit in der phylogenetischen Entwickelungsgeschichte zurückliegen. Denn der Plexus lumbalis ist ein äußerst dicht und eng verfilztes Geflecht, das durch seinen Reichtum an accessorischen Elementen noch komplizierter wird. In den jüngeren Teilen, den dia- und metazonalen Nerven, äußerst sich dagegen manchmal ein lebhafter, noch im Flusse befindlicher Wanderungsprozeß. Dieselben sind z. B. bei manchen Rochen (Trygon, Mylio-

1) Ich muß mich daher ganz der kritischen Würdigung anschließen, welche Gegenbaur (1879) im Anschluß an die Arbeiten v. Davidoff's den Plexusbildungen und ihrer Bedeutung für die Erkenntnis der Wanderungen hat zuteil werden lassen. Von Dohrn (1884, S. 188, 189) für „einen Zirkelschluß in optima forma" erklärt, für eine Ansicht, von der „gar keine Rede sein" könne, da sie „ins Gebiet der Fabeln" gehöre, ist sie doch zur Anregung weit ausgedehnter Untersuchungen zahlreicher Forscher geworden und hat reiche, vielfältige Frucht getragen. Auch bei den Fischen, von denen sie ihren Ausgangspunkt nahm, hat die erneute Untersuchung sie voll bestätigt, und die Zukunft verspricht auch hier auf ihrer Basis noch manche Aufklärung. Dagegen haben sich die durchaus „begreiflichen Prozesse", welche sich „eben mit Notwendigkeit" ergeben sollten, wie Dohrn die dawider aufgestellten, vor ihm schon von Haswell (1883) ausgesprochenen Ideen bezeichnet, als unzureichend herausgestellt, um auch nur die primitivsten Nervengeflechte, die der Fische, genetisch zu erklären.

batis, Taf. XVI) eng zusammengedrängt, liegen stark descendent und sind von den Brustflossennerven durch einen größeren Zwischenraum getrennt.

In anderen Fällen ist auf die caudale Wanderung der Hintergliedmaße sekundär eine cranialwärts gerichtete, retrograde Verschiebung gefolgt. In der Tabelle (Taf. XVII) ist bei einer Anzahl von Fischen eine Beteiligung von Schwanznerven an der Versorgung der Bauchflosse notiert. Die Extremitätenäste derselben verbinden sich zu oder mit einem Plexus sacralis, welcher ascendent oder quer zur Wirbelsäule liegt und sich aus den 2—4 letzten Bauchflossennerven zusammensetzt (S. 369). Da nie bei Fischen, auch nicht bei Knochenfischen, bei welchen sehr erhebliche Wanderungen der Bauchflosse vorkommen und dieselben in allen Teilen der Bauchregion bis zur Kehlgegend hin angetroffen werden, die Extremität sich in die Schwanzregion verschiebt, und da besonders bei den Haifischen eine solche Stellung nicht vorhanden gewesen sein kann wegen der Situation des Beckens vor der Kloake und der Umwandlung des hinteren Bauchflossenskeletts zum Mixipterygium der Männchen, so muß die Bauchhöhle einst weiter caudal gereicht haben, mindestens so weit, wie die metamere Versorgung der Bauchflosse durch Schwanznerven reicht. Gegenbaur hat früher schon auf Grund seiner Untersuchungen über die Umbildung der Rippen und Querfortsätze der Selachier und Ganoiden in untere Bogenfortsätze der Schwanzwirbel eine ursprünglich weiter nach hinten reichende Leibeshöhle postuliert (1868). Entwickelungsgeschichtlich legt sich dieselbe auch an (postanaler Darmabschnitt, Kowalevsky, Balfour), wird aber freilich von den meisten Autoren als sekundäre Verlängerung der Verbindung mit dem Medullarrohr (Canalis neurentericus) gedeutet.

Mit der Verkürzung der Leibeshöhle muß eine craniale Wanderung des Beckens verknüpft gewesen sein, wenn die erwähnte Umwandlung von Skelettteilen der Bauchflosse zu Sexualorganen der Männchen schon bestand. Denn sobald und solange letztere funktionieren sollen, sind die Lagebeziehungen zwischen Flosse und Kloake untrennbare. Es ist nicht wohl anzunehmen, daß das Mixipterygium polyphyletisch entstanden ist, wie man es thun müßte, wenn man die verschiedene metamere Stellung des caudalen Flossenrandes in den verschiedenen Familien der Squaliden und Rochen vergleicht (Taf. XVII) und glaubt, der äußere Sexualapparat sei erst ein verhältnismäßig junger Erwerb der Selachier. Schiebt man seine Entstehung einem weit zurückliegenden gemein-

samen Vorfahren der Selachier und Holocephalen zu, so muß das Becken wenigstens den letzten Teil des Verkürzungsprozesses der Leibeshöhle mitgemacht haben und cranial gewandert sein. Bei Ceratodus existiert ein Mixipterygium nicht, der verhältnismäßig große Plexus sacralis und die ascendente Lage seiner Komponenten macht aber auch hier eine Vorwanderung wahrscheinlich (s. nächstes Kapitel).

Bei Chimaera läßt sich eine rostrale Wanderung der ganzen Hintergliedmaße daraus erschließen, daß von den Ansae, welche die vorderen und hinteren Teiläste der Spinalnerven je mit den entgegengesetzt liegenden ihrer Nachbarnerven bilden, im vordersten Nervenbereich der Flosse nur Aeste *eines* Anteiles, in der mittleren und hinteren Zone Aeste von *beiden* Anteilen an die Flosse abgegeben werden (Taf. X, Fig. 4; Taf. XVII). Derjenige Anteil der Ansae, welcher bei allen die Flosse versorgt, ist der *caudale* Ast des betreffenden Spinalnerven, welcher die primäre caudale Wanderung der Beckenflosse anzeigt. Der zweite Komponent, welcher nicht immer die Flosse versorgt, ist der rostralwärts, durch eine Verschiebung der Bauchmuskulatur nach vorn, verschobene Ast des betreffenden Spinalnerven. Muskelelemente, welche zu diesem gehören, kann die Flosse ebenfalls nur durch eine Verschiebung nach vorn erworben haben, und da die Beteiligung dieser rostralen Aeste an ihrer Innervation gerade bis zum letzten Nerven des Plexus lumbalis reicht, die vor ihm (rostral) liegenden dagegen nicht betrifft (Taf. XVII), so ist speciell für den Beckengürtel die rostrale Wanderung gesichert.

Bei keinem Dipnoer, Holocephalen, noch denjenigen Selachiern, bei welchen eine rückläufige Bewegung erfolgt und nachgewiesen ist (Notidaniden, Lamniden, Rhiniden, Rhinobatiden, Rajiden), wird der Ausgangspunkt der alten, caudalwärts gehenden Wanderung erreicht. Stets liegt bei Squaliden noch ein Plexus lumbalis mit mehreren Komponenten vor der Beckenflosse im Zwischenflossenraum, und bei Rochen weisen die Rajiden noch prozonale Aeste auf (ebenso Rhina). *Die caudale Wanderung ist die primäre, die rostrale Wanderung eine sekundäre oder rückläufige (retrograde) Bewegung.*

Bei der Brustflosse wurde vorhin bei Torpedo die caudale Verschiebung bereits berührt. Das ausgewachsene Tier besitzt am caudalen Rand der Vordergliedmaße zwei seriale Nerven und zu ihnen gehörige Muskelelemente mehr als der Embryo. Die metamerische Umwandlung erstreckt sich aber auch auf die diazonalen

Nerven des Schultergürtels. Denn zu den Nerven der accessorischen Kanälchen ist beim ausgebildeten Zitterrochen ein Ast von Nerv 23 hinzugekommen, der beim Embryo fehlt (bei ihm ist Nerv 22 der letzte diazonale Nerv, Textfig. 1, S. 331). Der Schultergürtel macht, wenn auch nicht in demselben Tempo[1]), die Bewegung des Hinterrandes der Flosse mit: die Verschiebung ist eine Wanderung der ganzen Vordergliedmaße nach hinten.

Dies wird noch deutlicher, wenn man die verschiedenen Rochen miteinander vergleicht (Taf. XVII). Bei den in ihrem allgemeinen Körperbau am höchsten differenzierten Myliobatiden und Trygoniden hat die Brustflosse ganz außerordentliche metamerische Appositionen am hinteren Rand erworben. Eine allmähliche Ueberleitung zu diesen extremen Formen von den weniger entwickelten, auch im übrigen Körperbau primitiveren Torpediniden, Rhinobatiden und Pristiden liefern die Raja-Arten unter den von mir untersuchten Tieren. Immer ist die Stellung des Brustgürtels entsprechend nach hinten verschoben, wie aus dem Einschluß immer weiter caudal gelegener Nerven in seine Kanäle hervorgeht. Die anscheinende Vergrößerung des hinteren Teiles der Brustflosse ist nicht vorhanden; die Zahl der metazonalen Nerven schwankt zwar, aber nicht in erheblich größerem Maß als bei den Squaliden (Tabelle S. 301 und nächstes Kapitel); die caudale Verschiebung kommt ganz allgemein bei den Rochen durch eine caudale Wanderung des Schultergürtels, der ganzen Vordergliedmaße zustande.

Wie lebhaft dieselbe im Flusse ist, erhellt aus der Mannigfaltigkeit der Umbildungsprozesse am caudalen Rand des Schultergürtels unter den accessorischen Kanälchen, welche ihre Maximalzahl bei Trygon erreichen. Je weiter der Inhalt des Hauptkanals sich metamerisch caudalwärts umbildet, um so mehr nimmt im großen und ganzen die Anzahl der in accessorische Löcher eingebetteten Extremitätennerven zu (Taf. XVII). Wenn auch die direkten Ursachen dafür im Gebiet der Endorgane dieser Nerven zu suchen sind (s. voriges Kapitel), so ist doch die metamerische Verschiebung der Extremität nicht unbeteiligt an der Aufnahme

1) Eine genaue Kongruenz der Verschiebungen ist an den verschiedenen Stellen des Körpers (Textfig. 1) nicht zu erwarten, da der Muskulatur eine gewisse Selbständigkeit gegenüber dem Skelett zukommt und überhaupt die Korrelationen zwischen den einzelnen Teilen des Organismus nicht mit mathematischer Genauigkeit sich abspielen. Besondere Schlüsse sind m. E. aus diesen Inkongruenzen nicht zu ziehen.

neuer diazonaler Elemente, und deren Lebhaftigkeit ist ein Ausdruck für die Progressivität jener. Spricht doch auch dafür die Veränderung, welche die caudale Wanderung der Vordergliedmaße der Rochen bei der Beckenflosse verursacht. Oben zeigte sich an dem Beispiel von Torpedo, daß vordere metamere Muskeln seiner Bauchflosse verschwinden in dem Maß, als muskulöse Elemente derselben Segmente von der Brustflosse erworben werden. Auch bei anderen Rochen sind ähnliche Einwirkungsprozesse der andrängenden Vordergliedmaße auf die hintere nachweisbar. Außer bei Pristis (dessen Interpterygialzone ich wenigstens teilweise für sekundär erworben halte, s. weiter unten) ist bei Rochen stets der erste Bauchflossennerv der serial nächstfolgende des letzten Brustflossennerven, aber (Taf. XVII) bei Rhinobatus fehlt im Grenzgebiet der beiden Extremitäten ein Ast des letzten Brust- und ein Ast des ersten Bauchflossennerven. Bei Raja vomer und Myliobatis vermißte ich nur einen Ast des ersteren; der letztere ist vollständig. Bei Raja fullonica sind dies beide Nerven, aber ein Ast des letzten Brustflossennerven ist erheblich dünner als der andere (Taf. XIV, Fig. 2). Bei Torpedo, Raja clavata und Trygon sind die Aeste der Grenznerven vollständig und gleich dick. Sie sind auch an Dicke den vorhergehenden Brust- und folgenden Bauchflossennerven gleich. Es fehlt die allmähliche Abnahme der Dicke, die namentlich bei den vordersten Aesten der Hintergliedmaße bei Squaliden und auch bei Pristis zu beobachten ist (Taf. XVII). Schließlich findet sich bei Raja vomer und fullonica eine Verschmelzung der Innervationsgebiete beider Flossen, indem ein und derselbe metamere Nerv sowohl einen Ast zur vorderen als auch einen zur hinteren Extremität entsendet. Eine ähnliche Erscheinung der allmählichen Annäherung, Berührung und schließlichen Verschmelzung der Innervationsgebiete ist bei Knochenfischen bereits bekannt (Stannius, v. Jhering), bei welchen gleichfalls zuletzt ein Nerv (der 3. Spinalnerv, Lepidoleprus, Uranoscopus) Brust- und Becken-(Kehl-)Flosse versorgt. Wie dort die Wanderung der Hintergliedmaße nach vorn bis zur Brustflosse und über sie hinaus bis zur Kehlgegend führt und die bezüglichen metamerischen Umbildungen der Spinalnerven erklärt (Fürbringer, 1879), so ist bei den Rochen die gleiche Umgestaltung der Nerven auf ähnliche nach hinten gehende Wanderungen der Brustflosse über die Beckenflosse hin zurückzuführen[1]). Die Deckung der beiden Flossen wird

1) Die Beckenflosse liegt bei vielen Rochen mit ihrem vorderen Rand unter dem Hinterrand der Brustflosse, wie u. a. Jäckel hervorgehoben hat.

jedoch bei Rochen keine sehr hochgradige, da gemäß der bedeutenden Funktion der Vordergliedmaße beim Schwimmen und ihrer Umbildung zu einer gleichmäßigen seitlichen Verbreiterung des Rumpfes die Beckenflosse ihre Bedeutung für das Balancement des Körpers immer mehr verliert, funktionelle Umbildungen zu Lauforganen erfährt (vorderer Rand der Rajaflosse, Jäckel) oder eine vorwiegende Ausbildung des Sexualapparates bei den Männchen aufweist (diese sind erheblich größer und komplizierter als bei den Squaliden).

Unter den Squaliden ist bei Carchariiden und Lamniden eine deutliche caudalwärts gerichtete Wanderung der Vordergliedmaße aus dem Nervenbefunde erkennbar (Taf. XVII). Die Einschlüsse des Hauptkanals haben sich bei Zygaena gegen Prionodon menissorrah um 4 ganze Metameren am caudalen Rand verschoben, und die Umwandlung am vorderen Rand hat annähernd denselben Grad erreicht (3 metamere Nerven). Bei Odontaspis steht der Schultergürtel fast gerade so weit hinten wie bei Zygaena (ein Aestchen von Nerv 10 verläuft aber noch metazonal); die rückläufige Ausschaltung vorderer Nerven aus dem Hauptkanal ist weiter fortgeschritten und umfaßt bereits den 6. Spinalnerven.

Bei Spinaciden könnte man eine ähnliche Reihe von Spinax über Laemargus, Scymnus und Centrina nach Acanthias aufstellen (Taf. XVII). Bei Carchariiden erschien die Reihenfolge natürlich, auch aus phylogenetischen Gründen. Denn der Hammerfisch ist ein so eigenartig und hoch differenziertes Mitglied der Familie, daß man bei ihm mehr als bei anderen progressive Umwandlungen auch im übrigen Körperbau und speciell dem der Flossen erwarten darf. Bei Spinaciden erscheint jedoch jene Reihenfolge aus phylogenetischen Gründen unnatürlich. Denn Spinax niger, welcher an den Ausgangspunkt derselben zu stehen käme und nicht nur unter den Spinaciden, sondern unter allen Haien und Holocephalen die primitivste Stellung einnehmen würde, ist ein besonders kleiner Hai. Er wird nach Günther's Katalog nicht länger als 14 engl. Zoll im ausgewachsenen Zustand [1]). Die kleinsten außer ihm noch bekannten Squaliden (der nahverwandte Spinax pusillus 12 engl. Zoll, Euprotomicrus labordii 9 engl. Zoll,

---

1) Unter einem Material von mehreren Hundert Exemplaren, das ich in diesem Sommer in Norwegen erhielt, befand sich als Seltenheit ein Weibchen von 45 cm Länge (= 17,8 engl. Zoll).

Isistius brasiliensis 10 engl. Zoll) sind nach demselben Autor nicht viel kleiner.

M. Fürbringer hat in seinem großen Werk über die Vögel der Bedeutung der Körpergröße ein besonderes Kapitel gewidmet (1888, S. 991 und 995), in welchem er ausgeht von dem Faktum, „daß im großen und ganzen bei den ziemlich kleinen und mäßig großen Vögeln die einfacheren und primitiveren Verhältnisse vorwiegen, während die großen, wie auch die kleinsten Formen [1]) eine einseitige Entwickelung und eine größere Abweichung von den als ursprüngliche zu beurteilenden Bildungen darbieten“ (S. 992). Er erinnert weiter an ähnliche Befunde anderer Autoren bei Reptilien und Mammaliern und kommt zu dem Schluß, daß diese Regel eine recht weite Verbreitung zu besitzen scheine, ohne daß eine ausreichende Erklärung für die Korrelation zwischen Körpergröße und Höhe der Entwickelung zur Zeit möglich sei.

Es mahnt dies zur Vorsicht bei der Beurteilung der Befunde bei Spinax, einer jener kleinsten Formen. Die andere Denkmöglichkeit, nach welcher statt der caudal gerichteten Verschiebung eine rostrale aus dem Wechsel der Nervenbefunde bei Spinaciden geschlossen würde, verschöbe Spinax statt an den Anfang an das Ende der Entwickelungsreihe.

Ich habe deshalb Spinax die größte Aufmerksamkeit zur Beantwortung der Frage zugewendet, ob bei Spinaciden eine Wanderung der Vordergliedmaße nach vorn oder nach hinten erfolgt und nachweisbar ist. Er erschien mir als günstigstes Objekt unter den mir zur Verfügung stehenden Spinaciden, da entweder sehr primitive oder sehr fortgeschrittene Zustände bei ihm zu finden sein müssen.

Bei Spinax sprechen verschiedene Instanzen für eine Verschiebung in rostraler Richtung. Der Nervenkanal im Schultergürtel ist in Rückbildung begriffen. Manchmal ist er ziemlich lang und in einiger Entfernung vom hinteren Rand des Coracoids gelegen, bald diesem stark genähert und verkürzt, in einem Fall gar nicht vorhanden. Er schließt bald 3 Nerven ein, bei Embryonen im Vorknorpelstadium sogar die dorsalen Aeste derselben, bald nur 2 und einen Ast vom 3. (der auch an sich dicker oder dünner gefunden wurde), schließlich wurden nur 2 Nerven in ihm entdeckt. Dabei weisen Embryonen und kleinere Individuen die größeren Zahlen an diazonalen Nervenelementen, die großen

1) Im Text nicht besonders gesperrt gedruckt.

Individuen die kleineren Zahlen auf oder sie besitzen gar keinen Kanal mehr (S. 280).

Die Arteria subclavia s. zonalis ist vom Schultergürtel durch mehr Nerven als bei anderen Squaliden getrennt. Bei diesen liegt sie meist unmittelbar hinter demselben (Chlamydoselachus, Centrina, Prionodon). Während nun bei Acanthias einer und bei Ceratodus mit seinem nachweislich nach vorn verschobenen Schultergürtel (siehe unten) zwischen diesem und der Arterie 2 Nerven sich befinden, schieben sich bei Spinax Elemente eines bis zweier, ja sogar dreier Spinalnerven zwischen sie und den Knorpel. Das Gefäß liegt dann beträchtlich mehr caudal als der Schultergürtel und läßt, da es nur passiv der Wanderung der Extremität durch die Beziehungen zu dieser (A. brachialis) folgt, die ursprüngliche Position des Schultergürtels vermuten (S. 299, 300).

Schließlich fand sich bei einem jungen Embryo im procoracoidalen Bereich statt der sonst regelmäßig die hypobranchiale Muskulatur innervierenden beiden ersten Spinalnerven (außer den spino-occipitalen Elementen) auch noch ein Ast vom 3. Spinalnerven, während metazonal nicht der 3., sondern der 4. Spinalnerv den Anfang des M. obliquus versorgte, ein Vorkommen, das, als Rückschlag aufgefaßt, ebenfalls für eine einst hinter dem 3. Metamer befindliche d. h. caudalere Stellung der Extremität spricht (S. 296).

Die Beweiskraft der einzelnen Momente mag man verschieden bewerten, jedenfalls weisen sie zusammen eindeutig auf eine rostrale Wanderung der vorderen Extremität bei Spinax hin. Befunde, welche gegen dieselbe sprechen, machte ich nicht. Denn die Thatsache, daß in der Ontogenese der Hinterrand der Flosse sich nach hinten gegen die Rumpfmyotome verschiebt, ist wahrscheinlich durch ein Vorwärtsrücken letzterer bedingt, welche in dem Ausfall vorderer Myotome (occipitaler Natur) ihre Erklärung finden mag. Die andere ontogenetische Erfahrung, daß die Innervation durch die letzten metazonalen Nerven bei Spinax erst nach und nach von vorn nach hinten sichtbar wird, hängt mit denselben Ursachen oder mit der allgemeinen Thatsache zusammen, daß die Nerven in cranio-caudaler Richtung bei ihrer Ausbildung für unsere technischen und optischen Hilfsmittel darstellbar werden (S. 314, 315).

Vergleicht man Spinax mit den übrigen Spinaciden genauer, so lassen sich die Beweismittel für die rostrale Wanderung noch vermehren (Taf. XVII). Der letzte metazonale Nerv von Acan-

thias ist dünner als die vorhergehenden. Bei Centrina sind die 4 letzten dünner und zwar unter sich in von vorn nach hinten abnehmender Stärke. Sie vereinigen sich zu einem Plexus omopterygialis posterior, welcher Nerv 10 mit einem seiner Aeste erreicht und mit einem anderen sich bis Nerv 9 erstreckt. Dieser Plexusast umfaßt 6 seriale Komponenten (Aeste von 14—9, Taf. XII, Fig. 7). Bei Scymnus ist der letzte metazonale Nerv unvollständig. Er wird von einem minimalen Ramus pteryg. inf. gebildet. Bei Laemargus ist der letzte Nerv gleich dick wie die übrigen. Bei Spinax versorgt ein Hautast von Nerv 11 die Achselhöhle der Vordergliedmaße, während ihre Muskulatur die letzten Aeste von Nerv 10 erhält. Es ist angesichts dieser Thatsachen keine Frage, daß bei Spinaciden eine rostral gerichtete Verschiebung des hinteren Brustflossenrandes erfolgt ist. Daß dieselbe die ganze Gliedmaße betroffen hat, kann angesichts der vorhin für den Schultergürtel von Spinax beigebrachten Momente kaum zweifelhaft sein. Centrina (Taf. XVII) ist ein Mittelglied zwischen Acanthias und Spinax. Der Schultergürtel ist annähernd so weit nach vorn wie bei Spinax verschoben (namentlich wenn man an die Embryonen von Spinax denkt, wo noch der ganze R. pteryg. comm. des 3. Nerven diazonal verläuft, S. 280). Die Innervationszone reicht dagegen so weit wie bei Acanthias nach hinten; doch sind die Nerven, welche über die hintere Grenze des Nervenbereiches von Spinax hinausgehen, in ihrer rudimentären Ausbildung und innigen Verflechtung nur Zeugen der einst Acanthias-ähnlichen Lage der Flosse.

Für die Familie der Spinaciden halte ich eine rostrale Wanderung der Vordergliedmaße für gesichert. Es ist als auffallend schon von anderer Seite hervorgehoben worden (Rabl), daß die Notidaniden verhältnismäßig vielstrahlige Brustflossen haben. Ihr Innervationsgebiet ist entsprechend weit nach hinten ausgedehnt (Taf. XVII, Heptanchus, Hexanchus). Auch bei Chlamydoselachus überragt es die hintere Grenze der Spinaciden. Aber auch der Schultergürtel der heptanchen und hexanchen Haie steht weiter caudal als bei jenen (mit Ausnahme von Scymnus), wie der letzte diazonale Nerv beweist.

Bei Rhiniden ist die hintere Grenze der Brustflosse stark caudal verschoben. Denn analog wie bei manchen Rochen hat eine sogar 2 metamere Nerven betreffende Ueberkreuzung der Innervationsgebiete der beiden paarigen Gliedmaßen stattgefunden (Taf. XVII). Der Schultergürtel ist aber nicht entsprechend weit

nach hinten gewandert. Sein letzter diazonaler Nerv ist ein Ast des 8. Spinalnerven, während bei Notidaniden der Extremitätengürtel bis ins 7. Metamer reicht. Die Ausdehnung der Brustflosse nach hinten ist demnach unabhängig von der Verschiebung der ganzen Gliedmaße (siehe folgendes Kapitel). Beim Brustgürtel spricht sogar ein Moment für eine rostralwärts gerichtete Wanderung. Der Plexus brachialis schließt an seinem hinteren Rand 5 Nerven in sich ein, welche nicht diazonal, sondern hinter dem Schultergürtel verlaufen. Im allgemeinen sind aber höchstens der letzte Hauptlochsnerv, meistens auch dieser und einige vorhergehende nicht in den Plexus aufgenommen (S. 265). Eine so auffällige Angliederung metazonaler Elemente an den Plexus ist vielleicht so erklärbar, daß diese Nerven auch einst diazonal verliefen, als der Schultergürtel in den entsprechenden Metameren, weiter caudalwärts, lag.

Die caudal gerichtete lebhafte Wanderung der Rochenbrustflosse wurde vorhin begründet. Bei Pristis erheben sich jedoch Zweifel, ob nicht an die unverkennbare Verschiebung in dieser Richtung (Taf. XVII) eine retrograde, geringe Wanderung nach vorn sich angeschlossen habe. Auch hier sind nämlich in den Plexus cervico-brachialis metazonale Nerven (fünf, wie bei Rhina, S. 265) eingeschlossen. Eine Vorwanderung erscheint begreiflich, da das Propterygium bei Pristis stark rudimentär und so tief in die seitliche Kopf- und Halsregion eingesenkt ist, daß es von außen nicht wahrnehmbar und außer Funktion gesetzt ist. Der Plexus lumbalis ist ungewöhnlich klein für den verhältnismäßig großen Zwischenflossenraum (Taf. XV, Fig. 2, neben Prinodon der kleinste Plexus). Auch dies findet seine Erklärung, wenn man den Fortfall der Beckenflossenäste in der Interpterygialzone einer einst stärkeren Ausdehnung der Brustflosse nach hinten zuschreibt, der sie bei allen übrigen Rochen ganz oder bis auf geringe Spuren zum Opfer gefallen sind (siehe oben).

Die squalidenähnliche Form von Pristis in ihrer jetzigen Gestalt ist eine sekundäre Erscheinung, eine Konvergenzbildung wie die rochenähnliche Körperform der Rhiniden. Primitiv [1]) ist von dem Zwischenflossenraum nur der hintere Teil, der dem Plexus lumbalis entspricht.

Bei Holocephalen (Chimaera) ist entsprechend der Abnahme

1) Ich komme im zweitfolgenden Kapitel hierauf zurück.

des Kiemenkorbes, wenn auch nicht an Zahl, so doch an Ausbildung und Stärke der Kiemenbögen (FÜRBRINGER, 1897), eine erhebliche Vorwanderung der Vordergliedmaße erfolgt. Der Plexus cervico-brachialis verläuft nicht longitudinal oder descendent wie bei allen Selachiern, sondern quer (FÜRBRINGER, 1897, siehe auch Taf. X Fig. 4). Ich fand in der ventralen Rumpfwand einen Ausfall von 8 Myotomen (3.—10. Myotom, S. 296), den, nach der Lage des Plexus cervico-brachialis zu urteilen, wenigstens zum größten Teil die Hypobranchialmuskulatur (Mm. coraco-arcuales) erlitten hat. Jedenfalls ist um diese Anzahl von Metameren der Schultergürtel nach vorn gerückt. Seine ursprünglichere Stellung muß ungefähr im 10. Metamer gesucht werden. Die in einem früheren Kapitel erwähnte Ansenbildung, an der sich fast alle Intercostalnerven beteiligen, bezeugt die hochgradigen und tiefgreifenden Umwälzungen, welche durch die ganze Bauchmuskulatur bei Chimaera im Anschluß an die Wanderung der Gliedmaße nach vorn vor sich gegangen sind.

Ceratodus besitzt in seinem großen Plexus omopterygialis posterior noch einen Zeugen der ebenfalls rostralwärts gerichteten Wanderung seiner Gliedmaße (Taf. XVII, Taf. X, Fig. 1 u. 2). Um 9 Metameren zieht er über die Achselhöhle hinaus nach hinten in die Rumpfregion hinein. An sich beweist dieser Plexus freilich nur eine Verschiebung des hinteren Randes der Brustflosse nach vorn, wie der analoge Plexus bei Centrina. Daß aber auch der Schultergürtel bei Ceratodus die Wanderung mitgemacht hat, meldet die Innervation der Bauchmuskulatur. Es sind außerordentlich dichte und stark verschränkte Plexusbildungen unter denjenigen Aesten entwickelt, welche die Muskulatur versorgen, in welche der Schultergürtel eingebettet ist. In denselben findet man manchmal so viel Aeste an einem Punkt zusammenlaufen und sich umeinander schlingen, daß dicke, ganglienähnliche Knoten entstehen, die aber nichts als ein Gewirr von Nervenfibrillen enthalten (Taf. IX, Fig. 1). Das Herz von Ceratodus wird, wie schon GÜNTHER (1872, S. 535) hervorhob, direkt von dem Schultergürtel bedeckt; es liegt nicht vor ihm wie bei den Haien. Der Herzbeutel wird von einem Diaphragma abgeschlossen, welches zum Teil muskulös ist (M. diaphragmaticus pericardii) und sich bis hinter den Schultergürtel fortsetzt. Gebildet wird es auch in der hinteren, postaxialen Partie von Muskelfasern, welche die vordersten Halsnerven versorgen (*b*, *a* und **z**! Taf. IX, Fig. 1). Es sind dies Abkömmlinge der Cervicalmuskulatur, die bei allen Selachiern und bei Chimaera

procoracoidal liegen und dort mit den muskulüsen Endorganen der vordersten metazonalen Bauchmuskeläste verschmelzen (S. 306). Sie können nur sekundär hinter den Schultergürtel geraten sein. Eine zureichende Erklärung liefert dafür, wie für die Veränderungen im Bauchmuskel überhaupt, nur eine Vorwanderung des Schultergürtels. Die Arteria subclavia läuft quer, fast ascendent von der Kiemenarterie zum Schultergürtel hin und ist, ähnlich wie bei Spinaciden, durch zwei Spinalnerven von ihm getrennt (*z* und *a*). Die Plexus cervicalis und brachialis haben wie bei Chimaera eine annähernd quere Lage (Taf. IX, Fig. 1).

Der Plexus omo-pterygialis posterior der Ceratodusflosse ist von außerordentlich dichtem Gefüge und reich an accessorischen Beimengungen. Er macht es wahrscheinlich, daß die ersten Stadien der Vorwanderung der Brustflosse in eine frühe Vorzeit der phylogenetischen Entwickelung der Vorfahren der jetzt lebenden Dipnoer fallen. Ob der ganze Plexus einer Wanderung der Vordergliedmaße seine Entstehung verdankt, oder zum Teil auch Verschiebungen in der Flosse selbst, will ich, wie die Frage nach den letzteren überhaupt, im folgenden Kapitel zu entscheiden suchen.

Die Frage, ob und in welchem Umfang die rostral- und caudalwärts gerichteten Wanderungen der Vordergliedmaßen bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern aufeinander zu beziehen sind, liegt nicht so einfach wie bei den Wanderungen der Beckenflosse. Ihre Lösung giebt Auskunft über den Entstehungsort der Extremität. Ich will sie zusammen mit den Ergebnissen der Untersuchungen über die Hintergliedmaße in einem späteren Kapitel besonders behandeln.

b) Verschiebungs- und Wachstumsprozesse der Bestandteile der Flossen.

In der vorliegenden Arbeit habe ich die distale Verzweigung und Verteilung der Flossennerven in den Flossen selbst nur ganz oberflächlich und beiläufig berücksichtigt. Da nur diese für eine erschöpfende Behandlung dieses Kapitels ausreichendes Material liefern kann, werde ich mich auf wenige Punkte beschränken und manche Lücke der Zukunft zur Ausfüllung überlassen müssen.

Bei der den Rochen und den Carchariiden und Lamniden unter den Squaliden eigenen caudalwärts gerichteten Wanderung der Vordergliedmaße macht sich ein auffälliger Unterschied darin geltend, daß (Taf. XVII) die Zahl der diazonalen Nerven bei

ersteren zunimmt in dem Maß, mit welchem der Schultergürtel nach hinten rückt, während die Zahl der diazonalen Nerven bei dem caudalwärts verschobenen Schultergürtel der letzteren nicht beträchtlicher ist als bei anderen Squaliden, deren Schultergürtel mehr vorn liegt. Bei Carchariiden und Lamniden findet eine Reduktion vorderer Nerven ungefähr in demselben Maß statt, in welchem hintere in die Kanäle aufgenommen werden. Bei Rochen hat dagegen die metamerische Umwandlung scheinbar nur am hinteren Rand des diazonalen Nervenbündels eingesetzt. Denn der vorderste Nerv bleibt bei allen ungefähr derselbe (Ast vom 2.—4. Spinalnerven).

Bereits bei der Besprechung der Nervenkanäle zog ich daraus und aus dem Umstand, daß stets (bei den daraufhin untersuchten Fischen, S. 285) die auf ein und derselben Stelle des Flossenskelettes liegenden Muskeln (vorderer Rand des Mesopterygiums bis zur Meso-Propterygial-Grenze) durch den letzten diazonalen Nerven des Hauptkanals versorgt werden, den Schluß, daß alle vor diesem Nerven liegenden diazonalen Aeste bei den Rochen durch eine Ausdehnung des Propterygiums nach vorn in den Kanal gelangt sein müssen. Denn wenn der letzte Hauptlochsnerv die Meso-Propterygial-Grenze anzeigt, so sind alle an Zahl so sehr wechselnden Nerven des Hauptkanales von ihm aus, also von hinten nach vorn, zu zählen. Ihre Anzahl und die Größe der sie umschließenden Häuschen auf Taf. XVII sind ein Ausdruck für die Größenzunahme des Propterygiums in caudo-cranialer Richtung. Dies ist eine volle Bestätigung des von Gegenbaur (1870) aus der Vergleichung des Skelettes erschlossenen Wachstumsrichtung des rostral gelegenen Basales.

Fürbringer (1897) hat aus der hochgradigen Verschränkung des Plexus cervicalis und brachialis bei den Rochen und aus der dorsalen Lage der Aeste des letzteren und ventralen der Aeste des ersteren im Plexus selbst den Schluß gezogen, daß eine retrograde Vergrößerung der Brustflosse nach vorn diesen hochentwickelten und in specifischer Weise ausgebildeten Bau des Plexus allein erklären könne. Ich kann mir auch deshalb nur schwer denken, daß die Versorgung des Propterygiums durch die vordersten Spinalnerven (Aeste des 2.—4. Nerven, Taf. XVII) ein altererbter Zustand sei, weil bei Squaliden diese Nerven erst durch eine Wanderung der Brustflosse nach vorn ihr zugeführt werden. Ein Gleiches ist bei den Rochen anzunehmen, nur mit dem Unterschied, daß sich bei ihnen nicht die ganze Gliedmaße,

sondern nur ein Teil, das Propterygium, mit seiner Muskulatur nach vorn verschiebt. Man kann schließlich auch aus den Inkongruenzen zwischen der Entwickelung und Größenzunahme des Propterygiums einerseits und der metameren Stellung des Schultergürtels andererseits entnehmen, daß eine ursprüngliche Beziehung zwischen beiden nicht besteht, die man doch annehmen müßte, wenn man an eine, in gleichem Maß mit der Wanderung der Extremität nach hinten, nach vorn fortschreitende Ausdehnung des Propterygiums denken wollte. Myliobatis hat bekanntlich eine bis zur Vereinigung der beiderseitigen Flossen vor dem Kopf nach vorn verlängerte Brustflosse, aber einen weniger oder gleich weit caudal verschobenen Schultergürtel als die Rajiden mit ihren lange nicht so weit vorgeschobenen Flossen. Rhinobatus und Torpedo haben sehr verschieden gebaute Propterygia, aber ungefähr an gleicher Stelle stehende Extremitätenbögen (Taf. XVII, S. 290, 291).

Da in der Versorgung der Brustflosse der Rochen durch die vordersten Spinalnerven eine Neubildung vorliegt, wird die Grenze verdeckt, von welcher die caudale Wanderung der ganzen Extremität ihren Anfang genommen hat. Allein maßgebend dafür sind die hintersten diazonalen Nerven des Hauptkanals, wenn man die Rochenbrustflosse von Flossen mit einer Form des Propterygiums ableitet, welche dem der Squaliden ähnlich ist. Bei Rhinobatus und Torpedo (Pristis kommt der retrograden Wanderung wegen nicht in Betracht) stehen dann die Knorpelbögen erheblich weiter caudal als bei irgend einem Squaliden, und kein Roche weist rostralere primitive Beziehungen auf. Das ist die negative Bedeutung der Verschiebung des Propterygiums nach vorn für die Frage nach dem Entstehungsort der Rochenbrustflosse.

Bei den Squaliden und Holocephalen sind die diazonalen Nerven des Hauptkanals gerade so zu beurteilen wie bei den Rochen. Denn auch bei ihnen ist die Vermehrung ihrer Zahl einer Ausdehnung des Propterygiums zuzuschreiben. Das Vorhandensein diazonaler Nerven bei Scymnus kann hiergegen keinen Einwand bilden. Denn das Propterygium fehlt wahrscheinlich nur scheinbar, da es im „Metapterygium“ dieses Squaliden zu suchen ist. Der nahverwandte Laemargus besitzt ein selbständiges Propterygium, und Verschmelzungen der Basalia bei anderen Species sind bereits erwiesen worden (Cestracion, Howes, 1887). Aehnliche Fälle werden kaum anders zu beurteilen sein.

Es kommt jedoch bei den Squaliden meist zu der Verschiebung des Propterygiums nach vorn die gleich gerichtete metamerische

Umbildung infolge der rostralwärts gerichteten Wanderung der ganzen Gliedmaße hinzu. Dieselbe kann bei Spinax so weit zunehmen, daß der Knorpelkanal überhaupt verschwindet (vielleicht auch bei Carcharodon, HASWELL). Möglicherweise sind hierher auch die Fälle zu rechnen, wo angegeben wird (Mustelus canis, THACHER), daß vom Hauptkanal, in medialer Richtung divergierend, ein accessorisches Kanälchen nach hinten sich abzweigt. Die Notidaniden zeigen dagegen ein primitives Verhalten, da die letzten diazonalen Nerven (accessorische Aestchen bei Hexanchus) umgekehrt von innen nach außen divergieren. Ihre Abspaltung vom Hauptkanal muß distalen Bewegungen (dem Propterygium) zugeschrieben werden. Eine metamerische Rückbildung der hinteren diazonalen Nerven kann nicht erfolgt sein.

Bei einigen Spinaciden (Centrina, Scymnus, Spinax) steht der Schultergürtel sehr schräg, ascendent in der Bauchwand. Dadurch wird der Ursprung des Flossensenkers weit nach vorn gegen den des Flossenhebers verschoben. Dazu kommt noch eine besondere Ausbildung des rostralen Teiles jenes Muskels zu einem Vorwärtszieher der Flosse, der am Schultergürtel vor dem Propterygium entspringt. Diese Momente erklären es, daß der ventrale Kanal sich noch erhält, während der dorsale infolge weit fortgeschrittener metamerer Umbildung der Nerven bereits verschwunden ist. In der Ontogenese besteht bei Spinax auch der letztere noch.

Auch bei Squaliden und Holocephalen halte ich die vordersten Nerven für einen Neuerwerb [1]), der durch Verschiebungen von

---

1) Da sich bei Selachiern und Holocephalen zwischen dem vorderen Rand des Schultergürtels und dem Hauptkanal nie Nervenlöcher finden und der Hauptkanal den Vorderrand des Knorpels nie erreicht, so besteht eine Schwierigkeit darin, sich vorzustellen, wie die, jene neuerworbenen Muskeln versorgenden Nerven in den Hauptkanal hineingeraten sind, in dem sie thatsächlich liegen. Bei Squaliden und Chimaera ist der Schultergürtel so schmal und so weit vorn gelegen, daß man wohl annehmen kann, die Nerven seien mit den neu sich angliedernden Muskelelementen um den caudalen Rand des Gliedmaßenbogens herum nach vorn gelangt und nachträglich auf dem sichergestellten caudo-cranialen Weg in den Hauptkanal eingetreten. Bei Rochen dagegen ist bei der Breite des Schultergürtels und großen Entfernung seines hinteren Randes von den in Betracht kommenden vorderen Myotomen kaum an Aehnliches zu denken. Ich kann nur eine Vermutung äußern, in welcher Richtung von späteren Arbeiten eine Aufklärung vielleicht zu erhoffen ist. Ein Befund bei Myliobatis, bei welchem Muskeln der Flosse selbst durch den Hauptkanal des Schultergürtels hindurch ihre Ursprünge bis auf die Wirbelsäule vorgeschoben haben (Taf. XVI,

Teilen der Flosse oder durch Wanderungen der ganzen Gliedmaße nach vorn gewonnen wurde. Bald verdeckt der letztere Prozeß den ersteren (manche Spinaciden), bald kommt dieser noch zur Geltung (Notidaniden). Der Plexus brachialis ist ein verhältnismäßig lockeres Gefüge von Nervenfasern, die namentlich bei Rochen lose nebeneinander liegen, freilich in einer oft derben bindegewebigen Hülle.

Bei der Beckenflosse führt die Verschiebung der Flossenradien längs des Beckengürtels nach vorn und die Bildung und Vergrößerung des Propterygiums gleichfalls zum Auftreten der Nervenkanäle. Daß die Muskulatur mit ihren vorderen Ursprüngen aber nicht auf das eigentliche Becken und Basale propterygii beschränkt bleibt, wie bei den analogen Skelettteilen der Brustflosse, sondern sich an die Bauchwand oft vor dem Becken oder an einen sekundär entstandenen vorderen Fortsatz (Proc. anterior) desselben anheftet, ist auch am Nervenverlauf zu erkennen, indem der Hauptkanal bis zum vorderen Beckenrand vorrückt und oft dort verschwindet (Heptanchus, Acanthias, Rhina, meiste Rochen) und der Plexus lumbalis bei früher und starker Entwickelung des Propterygiums (Rhina) gar nicht zur Ausbildung kommt. Hier kommen zu den Verschiebungen der Skelettteile samt ihrer Muskulatur noch selbständige Ursprungsaberrationen letzterer hinzu.

Beim Meta- und Mesopterygium der Brustflosse sind ebenfalls beide Vorgänge zu beobachten. Nur steht hier die Ursprungsaberration der Muskeln im Vordergrund gegenüber der Ausdehnung des Skelettes. Letztere ist caudal gerichtet. Vergleicht man auf Taf. XVII die Anzahl der Nerven, welche hinter dem Hauptkanal dia- oder metazonal verlaufen und welche die Muskulatur des Meso- und Metapterygiums versorgen, bei den aufgezählten Chondropterygiern miteinander, so findet man wohl beträchtliche Schwankungen bei den Squaliden sowohl wie bei den Batoiden. Die Divergenz zwischen den beiden großen Abteilungen der Haie ist aber nicht so beträchtlich wie beim Propterygium. Torpedo bietet

Fig. 6), legt den Gedanken nahe, daß in derselben Art und Weise, wie hier Extremitätenmuskeln durch den Knorpel hindurch auf die Innenseite der Rumpfmuskulatur gelangt sind, so auch jene sich der Flosse angliedernden Rumpfmuskeln distalwärts gewandert seien. Parallelfälle sind auch bei höheren Wirbeltieren bekannt. Ich erinnere an die Mm. pyriformis und obturatorius internus der Säuger, welche, freilich auch proximalwärts, durch die Foramina ischiadica gewandert sind, und den M. obturator mancher Vögel (Carinaten, Gadow), welcher seinen Ursprung durch das For. obturatum hindurch auf die viscerale Fläche der Membr. obtur. vorgeschoben hat.

Verhältnisse, welche an die der Squaliden anknüpfen. Es giebt unter letzteren Fische, welche sogar ein Meso-Metapterygium besitzen, welches mehr Nerven aufweist als Torpedo. Am auffälligsten ist dies bei Rhina, bei welchem der hintere Flossenabschnitt eine Ausdehnung erreicht, welche derjenigen mancher hoch differenzierten Rochen analog ist (S. 301, 302). Meta- und Mesopterygium bilden dem Nervenbefund nach den konstanteren Abschnitt der Brustflosse gegenüber dem Propterygium, wie dies GEGENBAUR durch seine Untersuchungen des Skelettes früher (1870) nachgewiesen hat. Noch deutlicher ist das am Metapterygium der Beckenflosse durch die Innervation zu zeigen. Hier sind die Schwankungen der metazonalen Nerven (Taf. XVII, S. 364) nicht so beträchtliche, und viele analoge Ausbildungsgrade zwischen Squaliden und Batoiden vorhanden. Die Untersuchung der distalen Verbreitung der Endäste der Nerven in der Flosse verspricht in diesen Fragen genauere Resultate.

Die Ursprungsaberrationen der Brustflossenmuskulatur sind der caudal gerichteten Ausdehnung des Nervengebietes vom hinteren Flossenabschnitt entgegengesetzt. Sie erfolgen von hinten nach vorn. In Tafel XII, Fig. 2 sind in der oberflächlichen Ansicht des Flossensenkmuskels mit punktierten Linien die haploneuren Muskelzonen umgrenzt. Je weiter man dem hinteren Flossenrand zu- und diesem entlang nach hinten schreitet, um so mehr weichen diese Zonen von der Verlaufsrichtung der Mm. radiales und den mit diesen ungefähr übereinstimmenden Knorpelradien (Taf. XII, Fig. 1) ab. Schließlich stehen sie quer zu ihnen (12. Metamer) oder schräg von hinten nach vorn (13. Metamer) oder endlich fast längs von hinten nach vorn (14. Metamer) in direkt der jetzigen entgegengesetzter Richtung. Man muß daraus schließen, daß ursprünglich die Muskeln, als sie noch rein metamer gebaut waren (wie sie sich ontogenetisch anfänglich auch noch anlegen), mit ihren Ursprüngen weiter caudal lagen und in ihrer Richtung mit den Knorpelradien nicht übereinstimmten, daß erst mit der Umwandlung der Muskulatur, der Auflösung der alten Verbände und Bildung neuer, mit tiefgreifenden und ausgedehnten Umgestaltungen, für welche die dichten und zahllosen Plexus der distalen Nerven zeugen, eine immer größere und innigere Anpassung des Muskelverlaufes (Mm. radiales) an die Knorpelradien eintrat. So bildet sich bei den Fischen eine Art der Innervation der Extremitätenmuskeln heraus, welche mehr proximal liegende Muskelteile durch mehr cranialwärts entspringende Nerven und

mehr distal liegende Muskelteile durch mehr caudalwärts entspringende Nerven versorgt sein läßt. Diese erhält sich bei den Extremitätenmuskeln aller höheren Wirbeltiere, wo sie schon länger bekannt geworden ist (Herringham, 1886, 1887, Fürbringer, 1888).

Man wird nicht umgekehrt aus den Befunden bei Acanthias schließen dürfen, daß auch die Knorpelradien ursprünglich eine andere, mit dem der haploneuren Muskelzonen übereinstimmende Lage gehabt haben. Denn zahllose Beispiele aus allen Wirbeltierklassen (vergl. besonders die Arbeiten von M. Fürbringer) bezeugen die Unabhängigkeit der Muskulatur von ihren Anheftungen am Skelett bei Wanderungen und Verschiebungen [1]). Es blieben auch die von den distalen Plexus und von den ontogenetischen Verschmelzungen der Muskelknospen (Mollier, 1893) bezeugten Umgestaltungen der Flossenmuskulatur unerklärlich, wenn die Lagebeziehungen zwischen Muskel und Skelett von vornherein fixiert gewesen und stets dieselben geblieben wären wie bei den jetzt lebenden Selachiern. Schließlich ist für diese Ansicht nicht ohne Interesse, daß in der Ontogenese die Knorpelradien sich zu einer Zeit anlegen, wo schon die Muskelknospen verschmolzen und die polyneuren Radialmuskeln gebildet sind (Mollier, 1893). Eine Uebereinstimmung der Lage haploneurer Muskeln und der Knorpelradien wird durch keine Thatsache gestützt, aber durch die oben angeführten Befunde widerlegt.

Bei den Rochen und denjenigen Squalidenfamilien (Carchariiden, Lamniden), bei welchen die Wanderung der ganzen Vordergliedmaße in entgegengesetzter Richtung wie die Ursprungsaberrationen ihrer Muskeln vor sich geht, sind die Einwirkungen letzterer auf die Innervation von denen jener unterscheidbar. Sie sind jedenfalls gering (Taf. XVII). Bei Odontaspis ist der letzte Brustflossennerv sehr zart; sein Ursprung liegt ziemlich weit hinter der Achselhöhle und er selbst unter der Haut, außen vom Rumpf-

1) L. Bolk hat für den Menschen in einer Reihe von Arbeiten (1894, 1895) eine primitive Verbindung der Muskelanheftungen mit dem Skelett angenommen und aus den primitiven „Sklerozonen" z. B. die ursprüngliche Beckenform rekonstruiert (1894). Eine Verallgemeinerung dieses Prinzipes über ein ganz beschränktes Gebiet hinaus, für das ich seine Verwendbarkeit in dubio lassen möchte (dem Autor selbst sind beim Schultergürtel Schwierigkeiten entgegen getreten, 1895 A), wird wohl am schlagendsten widerlegt durch die haploneuren Muskelzonen der Squalidenbrustflosse (Sklerozonen) und ihre Beziehungen zu den Knorpelradien.

muskel. Bei Rhinobatus, Raja vomer und Myliobatis fehlt ein Aestchen des letzten Nerven, während das andere ebenfalls sehr dünn geworden ist. Bei Raja fullonica sind beide vorhanden, das eine ist aber dünner als das andere (Taf. XIV, Fig. 2). Außer solchen Verringerungen des Umfanges und Bestandes des letzten Nerven sind auf die Muskelaberrationen bezügliche Veränderungen nicht zu bemerken. Es ist deshalb unwahrscheinlich, daß bei denjenigen Knorpelfischen, bei welchen die Vordergliedmaße nach vorn wandert und diese Verschiebung sich mit derjenigen der Muskelursprünge kombiniert hat, die oft beträchtlichen Umgestaltungen der Nerven am hinteren Flossenrand (Plexus omo-pterygialis posterior, Versorgung der Achselhöhle durch Hautäste weiter caudal gelegener Nerven) durch die Muskelaberrationen veranlasst worden sind. Sie fallen ganz oder fast ausschließlich der Wanderung der ganzen Extremität zur Last, für die sie auch im vorigen Kapitel verwertet wurden [1]).

Bei der hinteren Extremität weisen die „Längsstämme" der Nerven, welche v. DAVIDOFF (1879) entdeckte, auf besonders hochgradige, von der Muskulatur der Brustflosse nicht oder nur annähernd [2]) erreichte Umgestaltungen der Muskulatur hin, die in Zukunft noch genauer zu untersuchen sind. Jedenfalls wird man daraufhin die Ursprünge von der Bauchwand (bei der Beckenflosse, siehe S. 398) nicht ohne weiteres als primitiv beurteilen dürfen, wenn auch bei der Brustflosse ein analoges Verhalten als primitiv gelten darf. Wahrscheinlich liegen hier sekundäre Ursprungsaberrationen der Muskulatur auf die Bauchwand vor.

Bei Ceratodus ist zwar die distale Verzweigung der Flossennerven zu wenig bekannt, um über Verschiebungen innerhalb der Flosse Auskunft geben zu können. Aus der noch angedeuteten Spaltung des Plexus omo-pterygialis in einen vorderen und hinteren Teil, von denen jeder durch eine besondere Muskelpforte die Bauchhöhle verläßt (Taf. IX, Fig. 1), ist aber eine ursprünglich etwas breitere Basis der Flosse zu erschließen, auf welche auch Radienrudimente am Basalglied der Stammreihe (GÜNTHER, 1872,

---

1) Verringerungen der Dicke des letzten Nerven bei manchen Squaliden (Taf. XVII) und ein Verlust des einen Astes (Scymnus) sind möglicherweise analog den Verhältnissen bei Carchariiden, Lamniden und Rochen nur durch die Muskelaberrationen zustande gekommen.

2) Bei Laemargus fand ich distale Plexus, welche mit den „Längsstämmen" der Bauchflosse Aehnlichkeit hatten.

Taf. XXXVI, Fig. 4, und HOWES, 1887) hindeuten. Doch liegt kein Grund vor, einen erheblichen Anteil des Plexus omopterygialis post. auf rostralwärts gerichtete Muskelaberrationen zu beziehen, da bei Squaliden (Centrina) ein ähnlicher Plexus (6 Komponenten gegen 9 bei Ceratodus) unabhängig von diesen entstanden und nur auf die Wanderung der ganzen Gliedmaße nach vorn zurückzuführen ist. Außerdem spricht die äußere ontogenetische Entwickelung der Ceratodusflossen (SEMON, 1893) nicht für eine ursprünglich so erheblich breite Verbindung der Flosse mit dem Rumpf, daß sie den lang ausgedehnten Plexus omo-pterygialis posterior erklären könnte. Die Flossenbasis ist vielmehr relativ nur wenig breiter als beim ausgebildeten Tier (SEMON, Taf. VII).

2. Entstehungsort der Gliedmafsen. Gemeinsame oder getrennte Anlage („Seitenfaltentheorie").

Nachdem in dem vorhergehenden Abschnitte die Wanderungen der Gliedmaßen auf ihre Richtung hin geprüft und die Verschiebungen von Teilen der Flossen in ihrem Verhältnis zu den Gliedmaßenbewegungen abgegrenzt worden sind, ist es möglich, durch den Vergleich der verschiedenen Paläichthyer untereinander dem Ausgangspunkt der Wanderungen nachzugehen, indem die sekundären Verschiebungen von den primären ausgeschieden werden.

Bei der Hintergliedmaße wurde bereits festgestellt, daß die Wanderung nach hinten die primäre, die rostralwärts gerichtete eine erst später erfolgte Verschiebung ist. Begründen ließ sich dies durch die Größe des Plexus lumbalis und seine ideelle Fortsetzung in den Interpterygialraum, zu dessen vorderem Ende die rostralen Bewegungen die Flosse nie zurückführen.

Rechne ich zunächst die Interpterygialzone nicht mit, so erhalte ich als vorderste, durch den ersten Flossennerven direkt bezeugte Stellung der Hintergliedmaße (Taf. XVII) folgende Daten:

Dipnoer	(Ceratodus)	20.	Metamer
Holocephalen	(Chimaera)	19.	„
Squaliden	Notidaniden (Heptanchus)	29.	„
	Spinaciden (Scymnus)	23.	„
	Carchariiden (Prionodon)	27.	„
	Lamniden (Odontaspis)	38.	„
	Rhiniden (Rhina)	28.	„
Batoiden	(Torpedo)	31.	„

Diese Grenze ist jedoch, wie aus der allmählichen Dickenabnahme der Aeste des Plexus lumbalis nach vorn (Ceratodus, Chimaera, Squaliden, Pristis) und den direkten Verschiebungserscheinungen an den vordersten Flossennerven (Rochen) hervorgeht, keine fixe. Die Hintergliedmaße muß bei allen Gattungen einst noch weiter vorn gestanden haben. Rhina zeigt durch die Analogie seines im Entstehen befindlichen Interpterygialraumes, der, wenn völlig ausgebildet, durch die Fortsetzung seiner Reduktion vorderer Bauchflossenmuskeln entstanden sein müßte, daß ein großer Teil, wenn nicht alle Interpterygialnerven einst die Bauchflosse versorgten. Direkte Auskunft erhalten wir bei den Notidaniden, wo ein Pseudoplexus eine ursprüngliche Fortsetzung des eigentlichen Lumbalgeflechtes bis ins Brustflossengebiet andeutet. Hier verschwinden die Spuren in den Nervenverbindungen, welche durch Verschiebungen des Schultergürtels hervorgerufen sein können. Es ist unwahrscheinlich, daß der Plexus einst viel weiter reichte als bis zum 20.—16. Metamer d. h. denjenigen, welche auf die letzten bei hexanchen und heptanchen Haien (Taf. XVII) noch der Brustflosse tributpflichtigen Segmente folgen. Denn dem hinteren Flossenrand dieser Fische muß eine primitive Stellung im Vergleich mit der rostralen Wanderung der Vordergliedmaße bei Spinaciden und Rhiniden, der caudalen bei Lamniden, Carchariiden und Rochen zuerkannt werden (siehe weiter unten).

Daß von dem bei den primitivsten Selachiern ermittelten Ausgangspunkt auch die übrigen sich ableiten lassen, dürfte nicht zweifelhaft sein, wenn man sieht, daß unter den Spinaciden die jetzt noch lebenden Species Scymnus (23. Metamer) und Spinax (24. Metamer) ihm ganz nahe kommen und daß unter den Carchariiden, einer der Familien, in welchen sehr weit nach hinten reichende Verschiebungen bei den einen Mitgliedern sich finden (Zygaena, 47. Metamer), andere eine weit vorn gelegene Ausgangsstellung (Prionodon menisorrah, 27. Metamer) heute noch besitzen. Bei Rochen verschwindet die anscheinend große Distanz (Torpedo, 31. Metamer) bei Berücksichtigung des Mangels oder der Reduktion (Pristis) des Plexus lumbalis, der bei Squaliden auf größere Strecken nach vorn sich erstrecken kann, als die Entfernung vom Ausgangspunkt der Notidaniden (11—15 Metamere) beträgt.

Wenn ich auch innerhalb der durch enge verwandtschaftliche Beziehungen verknüpften großen Unterordnungen der Haie einen einheitlichen Ausgangspunkt der Wanderung von der bei ihren primitivsten Mitgliedern, den hexanchen und heptanchen Elasmo-

branchiern, ermittelten Ausgangsstellung (16.—20. Metamer) annehme und mich dabei auf die bei allen vorhandenen Anzeichen einst weiter nach vorn reichender Beziehungen stütze, so bedarf andererseits die Frage, ob bei den einander ferner stehenden großen Hauptgruppen der Paläichthyer das Gleiche der Fall ist, besonderer Untersuchung.

Bei Ceratodus beginnt die Interpterygialzone mit dem 12. Metamer. Der Plexus lumbalis kann in denjenigen Etappen, von denen wir direkte Urkunden noch besitzen, kaum bis dahin gereicht haben, da auch das hintere Ende des Plexus omo-pterygialis posterior der Brustflosse immer dünnere metamere Komponenten enthält und früher vielleicht ein wenig (einige Metameren) weiter caudalwärts gereicht haben wird. Bei Chimaera ist eine ehemalige direkte Annäherung an das 15. Metamer, das den letzten Brustflossennerven nebst zugehöriger Muskulatur liefert, deshalb unwahrscheinlich, weil die Vordergliedmaße sehr stark und ihr hinterer Rand deshalb zum mindesten ein wenig nach vorn gewandert ist. Ich erhalte als Ausgangspunkt der Wanderung

bei Selachiern	16.—20.	Metamer
„ Holocephalen	16.—19.	„
„ Dipnoern	13.—20.	„

wobei die größere Wahrscheinlichkeit bei allen dreien in die vordere Hälfte dieser Zonen fällt. Die Uebereinstimmung zwischen ihnen ist eine außerordentlich schlagende. Wir kommen zu dem vorläufigen Resultat, daß die Wanderung des Hintergliedmaßenbogens bei allen Paläichthyern bis etwa zum 16.—18. Metamer zu verfolgen ist.

Ich habe im Vorhergehenden mit der Annahme operiert, daß bei Notidaniden, Holocephalen und Dipnoern der hintere Rand des Innervationsgebietes der Brustflosse eine primitive Stellung einnehme, und muß dies noch begründen. Die rostrale Wanderung des vorderen Extremitätenbogens (Taf. XVII) ist bei Spinaciden bis zum 7. Metamer (Scymnus) rückwärts zu verfolgen. In demselben Segment findet sich bei hexanchen und heptanchen Selachiern (Hexanchus ist ein wenig verändert) noch jetzt der Schultergürtel. Bei Rhina reicht er bis zum 8. Metamer, bietet aber noch Spuren rostralwärts gerichteter Verschiebung. Bei Lamniden (Odontaspis) und Carchariiden (Zygaena) sind die Vorderflossen in caudalwärts gerichteter Wanderung begriffen. Prionodon menisorrah mit seiner weit vorn stehenden Gliedmaße ermöglicht für sie die Anknüpfung an Spinaciden-ähnliche Zustände. Bei

Rochen ist auch allgemein eine caudale Wanderung im Gange (rückläufig geworden bei Pristis). Ihr Ausgangspunkt ist nicht über das 17. Metamer (Rhinobatus) nach vorn zu verfolgen.

Fasse ich diese Daten zusammen, so erhalte ich als Ausgangsstellung der Wanderung der Vordergliedmaße bei

Squaliden	6.—7.	Metamer;	von hier aus rostralwärts fortschreitende Wanderung, manchmal daran anschließend eine rückläufige, caudalwärts gerichtete Verschiebung (Carchariiden, Lamniden);
Rochen	17.	„	von hier aus caudalwärts fortschreitende Wanderung, selten daran anschließend eine rückläufige, rostralwärts gerichtete Verschiebung (Pristis).

Vergleicht man ferner die Stellung des hinteren Randes des Innervationsbezirkes der Squaliden (Taf. XVII) miteinander, so fällt, abgesehen von der sekundären Vergrößerung bei Rhiniden (Ausdehnung des hinteren Flossenabschnittes) und bei Lamniden und Carchariiden (progressive Wanderung der Extremität), die große Ausdehnung bei hexanchen und heptanchen Haien auf und ihre annähernde Uebereinstimmung mit der caudalen Ausdehnung der Innervationszonen bei Ceratodus und Chimaera. Sie reichen bei:

Ceratodus	bis	zum	11.	Metamer
Chimaera	„	„	15.	„
Chlamydoselachus	„	„	15.	„
Hexanchus	„	„	16.	„
Heptanchus	„	„	19.	„

Bei Ceratodus entspricht dieser oder einer ursprünglich um einige Metameren weiter caudalwärts reichenden Innervationsgrenze ungefähr eine frühe, belangreiche Etappe in der Stellung des Schultergürtels. Denn wenn auch die Basis der Flosse früher ein wenig breiter gewesen sein mag, so kommt doch als hauptsächlichste Ursache der Plexusbildung die Wanderung des Schultergürtels nach vorn in Betracht. Man muß denselben etwa im 9.—10. Metamer suchen. Bei Chimaera wurde aus ganz anderen Gründen, nämlich aus dem Ausfall einer Anzahl von Myotomen des ventralen Rumpfmuskels, eine ursprüngliche Stellung des Schultergürtels gleichfalls ungefähr im 10. Metamer erschlossen. Wenn auch die Flosse damals ein wenig weiter caudal gereicht haben mag, schmäler (in cranio-caudaler Richtung) als bei der lebenden Form muß sie gewesen sein.

Denn bis ins 17. oder 18. Metamer kann sie kaum, bis ins 19., das jetzige (!) erste Bauchflossensegment, kann sie nicht gereicht haben[1]). Auch bei den niedrigst stehenden Haien ist die starke Ausdehnung des Gebietes der Flosseninnervation, der ein sehr radienreiches Skelett zu Grunde liegt, nichts Primitives. Sie kommt derjenigen des hinteren Flossenabschnittes mancher Rochen gleich oder übertrifft sie (Torpedo, Taf. XVII). Es bestätigt dies Gegenbaur's Untersuchungen, welche in unübertrefflicher Weise die sekundäre Abgliederung des Meso- und Propterygiums, also einer größeren Radienzahl, vom Metapterygium begründeten (1870). Der Vergleich mit Dipnoern und Holocephalen legt es nahe, die sekundäre Vergrößerung der Innervationszone wesentlich an ihrem vorderen Rande zu suchen. Denn es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß die jetzige Stellung des Schultergürtels im 7. Metamer (Heptanchus, Chlamydoselachus) eine feste ist; vielmehr kann derselbe, so wie er bei Hexanchus ein wenig rostral verschoben ist (Taf. XVII), auch bei jenen von einer weiter caudal befindlichen Stellung in diese eingerückt sein. Bei Rhina steht er noch ein wenig weiter nach hinten und weist außerdem Spuren einer vorhergehenden Verschiebung nach vorn auf. Andererseits ist es nicht wahrscheinlich, daß am hinteren Rand eine bedeutendere, nach hinten gerichtete Verschiebung stattgefunden habe. Dagegen spricht die Uebereinstimmung mit der gleichen Grenze bei Chimaera und Ceratodus (siehe oben). Nehme ich eine ursprüngliche Basis der Flosse bei den Vorfahren der Haie an, welche ähnlich derjenigen der Vorfahren des Ceratodus und der Chimaera 3—5 metazonale Nerven umfaßt, so resultiert als noch eben nachweisbare Etappe die Stellung des Brustgürtels im 10.—14. Metamer. Von hier aus ist die Wanderung der Gliedmaße nach vorn bei den Vorfahren der heptanchen und hexanchen Haie ausgegangen und hat bei den jetzt lebenden Mitgliedern der Familien zu einer Verschiebung des Schultergürtels mit gleichzeitiger Vergrößerung des Flossenskelettes geführt, welches die alten caudalen Territorien behauptete. Nur geringe caudalwärts gerichtete Vergrößerungen des Flossenskelettes und der Innerva-

---

1) Ich rechne stets mit der Erfahrungsthatsache, daß die Innervationsgebiete der beiden Gliedmaßen sich nie stark überkreuzen (selbst bei Knochenfischen mit starken Uebereinanderverschiebungen der Extremitäten gar nicht) und daß da, wo sie sich berühren oder in geringem Maße übereinander schieben, sekundär erworbene, differenzierte Zustände vorliegen.

tionszone seiner Muskeln mögen sekundär hinzugekommen sein (Heptanchus). Aber Schwankungen um 1—2 Metameren können bei diesen Abschätzungen nicht ins Gewicht fallen.

Zusammenfassend glaube ich für die vorläufige Bestimmung einer ursprünglich einmal vorhanden gewesenen Stellung des Vordergliedmaßenbogens folgende Segmente angeben zu können:

bei Dipnoern	9.—10.	Metamer
„ Holocephalen	10.	„
„ Squaliden	10.—14.	„
„ Batoiden	17.	„

Bei den Rochen erscheint es gestattet, die nachgewiesene Wanderung der Vordergliedmaße nach hinten über die durch Rhinobatus bezeugte vordere Grenze (17. Metamer) hinaus nach einem weiter vorn gelegenen Ausgangspunkte rückwärts zu verfolgen, wenn man die phylogenetische Stellung derselben zu den primitiveren und mit vielen altererbten Merkmalen ausgestatteten hexanchen und heptanchen Selachiern, zu Holocephalen und Dipnoern in Rechnung zieht. Das 17.—18. Metamer ist außerdem als Ausgangsstelle oben für den Hintergliedmaßenbogen ausfindig gemacht worden. Das bestimmt mich, die ursprüngliche Stellung des Schultergürtels um verschiedene Metameren über das 17. Segment nach vorn zu verlegen, da ich von einer getrennten Entstehung der beiden Extremitäten überzeugt bin, wofür ich weiter unten die Belege erbringen werde. Dies führt auch bei Rochen mindestens zu einer Stellung ähnlich derjenigen der hexanchen und heptanchen Haie, wahrscheinlich noch weiter nach vorn.

Damit haben wir bei allen Paläichthyern die Wanderungen des Vordergliedmaßenbogens bis etwa zum 10.—14. Metamer verfolgt. Von hier aus hat rostralwärts eine Wanderung desselben bei allen Knorpelfischen stattgefunden, die bei Ceratodus und Chimaera am hochgradigsten unter den von mir untersuchten Tieren wird. Die caudalwärts erfolgende Verschiebung bei einigen Squalidenfamilien (Lamniden, Carchariiden) und wahrscheinlich auch bei Batoiden[1]) schließt sich erst an eine vorhergehende, cranialwärts gerichtete Wanderung an und führt bei letzteren in völlig neue Gebiete des Rumpfes nach hinten.

---

1) Man wird die pentanchen Rochen von pentanchen Squaliden ableiten, nicht direkt von hexanchen und heptanchen Formen. Für eine spätere Entstehung spricht auch das verhältnismäßig späte geologische Auftreten (in der Juraperiode).

Es fragt sich, ob der Schultergürtel zu der Zeit, als die Vordergliedmaße entstand, ungefähr im 10.—14. Metamer lag, oder ob er dahin von anderer Stelle her gewandert ist, ob wir also wirklich nur eine, wenn auch weit zurückliegende, vorläufige Etappe mit der Bestimmung einer ehemaligen Stellung in jenen Metameren erreicht haben oder ob wir damit zum ursprünglichen Ausgangspunkt der Wanderungen gelangt sind. Reste einer weiter zurückliegenden Verschiebung konnte ich nicht finden. Es ist diese Frage jedoch deshalb nicht so kurz zu erledigen, weil stets der Schultergürtel bei Elasmobranchiern direkt hinter dem Kiemenkorb gefunden wird und man deshalb fragen muß, ob der Kiemenkorb einst so weit nach hinten gereicht haben kann, zumal bekanntlich GEGENBAUR das Skelett der Gliedmaßen von rudimentären Kiemenbögen und deren Strahlen ableitet. Es könnte so scheinen, als ob dies triftige Einwände dagegen wären, daß die Extremität im 10.—14. Metamer zuerst aufgetaucht sei und daß jeder, der auf dem Boden der GEGENBAUR'schen Extremitätentheorie stände, auch zugeben müsse, der eigentliche Ursprungsort habe näher am Schädel gelegen. Die Vordergliedmaße wäre dann durch eine, freilich zur Zeit nicht nachweisbare, mit der Ausbildung des Kieferapparates verbundene Verschiebung des Kiemenkorbes nach hinten sekundär in das 10.—14. Metamer geraten. Ich glaube jedoch, ohne jene Erklärungsmöglichkeit bestreiten zu wollen, daß auch eine primäre Entstehung in diesen Metameren unbeschadet der GEGENBAUR'schen Theorie denkbar ist. Zu dieser zweiten Möglichkeit möchte ich Folgendes ausführen. FÜRBRINGER (1897) hat, anknüpfend an den von BOVERI bei der Vergleichung des Nierensystems von Amphioxus ausgesprochenen Gedanken, daß die Cranioten auch einst eine Peribranchialhöhle nach Art des Amphioxus besaßen[1]), für Myxinoiden vermutungsweise ausgeführt, wie die ventrale Leibeswand von außen mit dem bis dahin unabhängig von ihr nach hinten verschobenen Kiemenkorb allmählich verschmolz und wie sich neue äußere Oeffnungen der Kiemenspalten bildeten. Verschiedene Instanzen, insbesondere der Verlauf der ventralen Spinalnervenäste, werden von ihm zur Stütze dieser Ansicht angeführt. Auch für die Vorfahren der Petromyzonten und Gnathostomen vermutet FÜRBRINGER eine ähnliche phylogenetische Entstehung des Verbandes von Kiemenbögen und Rumpfwand (S. 626,

1) BOVERI sieht ihr Rudiment bekanntlich im Vornierengang der Cranioten.

655, 656). An diese Hypothese möchte ich in der vorliegenden Frage anknüpfen.

Wir müssen annehmen, daß mit der Zahl der Kiemenbögen bei den heptanchen Haien nicht diejenige erschöpft ist, welche die Vorfahren derselben besaßen, wie dies GEGENBAUR stets hervorgehoben hat. Durch die Zusammendrängung des nervösen Centralorganes bei Bildung des Gehirns und Schädels geriet dieser vielbogige Apparat in die Rumpfregion und wanderte, ähnlich wie bei Amphioxus und den niederen Cranioten, nach hinten. Wie weit er dorthin vorgedrungen ist, kann genau nicht bestimmt werden. Wenn auch die Gründe zu seiner Ausdehnung andere als bei den schmarotzenden Myxinoiden, den tiefstehenden Cranioten, gewesen sein müssen und zwar in der stärkeren funktionellen Ausbildung besonders der vorderen Kiemenbögen bei jenen, der Entblößung des zum Einbohren in tote Fische benutzten vorderen Körperendes bei diesen gesucht werden müssen, so ist jedenfalls die Zahl der Kiemenbögen bei den Vorfahren der Elasmobranchier eine beträchtliche gewesen, welche vielleicht diejenige der Myxinoiden erreichte, vielleicht auch etwas hinter ihr zurückblieb (FÜRBRINGER, S. 699)[1]). Trat dann später die Reduktion des Kiemenkorbes ein und senkten sich die Bögen von innen her in die sie anfangs frei umhüllende Rumpfmuskulatur ein, so ist es erklärlich, daß auch der Schulterbogen ziemlich weit caudal im Rumpfbereich (10—14. Metamer) aufgetreten sein und hinter dem Kiemenkorb gelegen haben kann, ohne daß er dorthin auf einer Wanderung durch die Rumpfwand von vorn nach hinten gelangt zu sein braucht. Leitet man ihn von einem der hintersten Kiemenbögen ab, so hat er die Verschiebung nach hinten als zum Vagus gehöriger „Kiemenbogen“, nicht als „Schultergürtel“ gemacht. Man kann

1) Ich habe nach den Angaben FÜRBRINGER's zu berechnen gesucht, in welche Rumpfmetameren bei Myxinoiden, gleiche Bezeichnungsweise wie bei Selachiern vorausgesetzt, die Reduktionszone des 8. bis letzten (ca. 17.) Kiemenbogens fällt, und ungefähr das 15.—24. Metamer gefunden. Es deckt sich dieses Gebiet annähernd mit der oben angegebenen Entstehungszone der Gliedmaßen bei Paläichthyern (10.—14. Metamer vordere, 17.—18. Metamer hintere Extremität), soweit die vielfach nur mutmaßlichen und auf einzelne Metameren hin nicht genauen Schätzungen dies zu beurteilen gestatten. Es ergeben sich aus diesem Vergleich zum mindesten keine Schwierigkeiten gegen die Annahme, daß bei den Vorfahren der Gnathostomen auch einst der Kiemenkorb annähernd so weit nach hinten ragte wie bei den Myxinoiden.

sagen, der Schultergürtel und die Vordergliedmaße sind im 10.—14. Metamer „entstanden“. Daraus erklärt sich der Mangel irgend welcher Zeugen der ursprünglichen, caudalwärts erfolgten Verschiebung unter den Rumpfnerven.

Es ist selbstverständlich bei so weit zurückliegenden und jenseits der Grenzen gesicherter Untersuchungen befindlichen phylogenetischen Zuständen unstatthaft, von mehr als Möglichkeiten zu sprechen. Strikte Beweise werden sich für diese Vorgänge an den uns bekannten Wirbeltieren wohl nie finden lassen. Es kam mir im wesentlichen nur darauf an, zu zeigen, daß unsere Vorstellung nicht an einen einzigen Weg gebunden ist, wenn sie das Gebiet der Hypothesen betritt, um der früheren Geschichte der Gliedmaßen nachzuspüren.

So lassen sich auch die folgenden Befunde in verschiedener Weise deuten. Faßt man sie als altererbte Zustände auf, so stehen sie im Einklang mit der oben ausführlich entwickelten Vermutung. Bei Ceratodus liegt ein großer und gerade der caudalste, nach dieser Auffassung älteste Teil des Plexus omo-pterygialis posterior der Brustflosse innen von der dicken Fascie, welche die mediale Fläche des Bauchmuskels bedeckt (Taf. IX, Fig. 1, die schwarz gezeichneten Stellen). Der Plexus durchbohrt jedesmal, wenn er ein Aestchen eines Spinalnerven aufgenommen hat, von außen nach innen die Fascie, liegt direkt unter dem zarten Peritoneum bis zum nächsten Spinalnerven, durchbohrt abermals die Fascie von innen nach außen, um einen neuen Nervenast sich anzugliedern, und wiederholt dieses Spiel bis zum 5. Spinalnerven; weiterhin liegt er außen von der Fascie direkt auf der Bauchmuskulatur, Die mediale, hartnäckig innegehaltene Lage des ältesten Teiles des Plexus deutet, wenn man die Fascie nicht als eine ganz sekundäre Bildung auffaßt, auf eine einst medialere Lage des Schultergürtels hin und ist wohl zu vereinigen mit der, wie angenommen wurde, erst spät und verhältnismäßig weit caudal von innen her erfolgten Einsenkung desselben in die Bauchmuskulatur.

Bei Chlamydoselachus ist die Verbindung des Plexus cervicalis und brachialis eine erheblich geringere als bei allen anderen Selachiern. Der vorderste Teil des Plexus cervicalis (bestehend aus Aesten von x, y, z, 1. und 2. Spinalnerven) ist völlig vom Plexus brachialis getrennt. Es ist das gerade derjenige Teil, aus welchem bei den meisten Squaliden der eigentliche Plexus cervicalis hauptsächlich besteht (Fürbringer, 1897, S. 384: er reicht meist bis zum 3. Spinalnerven, manchmal

bis zum 4. und nur bei höher stehenden Familien [Carchariiden, Lamniden, Scylliiden] bis zum 5. Metamer). Wenn auch die folgenden Nerven, die ersten Flossennerven (3.—6. Spinalnerv), bei Chlamydoselachus noch prozonale Aeste entsenden, von denen die letzten wie die meisten hintersten Aeste derart wahrscheinlich zur Haut gehen, so stimmt diese Verschränkung des pro- und metazonalen Gebietes mit den Zuständen überein, welche auch die Notidaniden besitzen (S. 296), und kommt hier weniger in Betracht. FÜRBRINGER hat in der Verbindung des Plexus brachialis mit dem Plexus cervicalis einen sekundären Vorgang nachgewiesen, da er bei den höchst stehenden Selachierfamilien (hochstehende Squaliden, Batoiden) am höchsten ausgebildet ist, und eine ursprüngliche völlige Trennung der beiden aufeinander folgenden Geflechte angenommen (1897, S. 390). Bei Chlamydoselachus ist die Trennung größer als bei einem anderen Hai und, wenn man die geringe Anzahl der cervicalen Elemente bei Holocephalen in Rechnung zieht, auch größer als bei diesen. Ist hier ein wirklich primitives Merkmal bei Chlamydoselachus erhalten, dann muß die rostralwärts gerichtete Wanderung der Vordergliedmaße bei ihm und wahrscheinlich den anderen Haien eine primäre sein, der keine entgegengesetzt verlaufende voranging.

Die Annahme, daß der Schultergürtel und mit ihm die Gliedmaße sich primär ungefähr im 10.—14. Rumpfmetamer (aus dem Visceralskelett) ausgebildet habe, entbehrt also nicht einiger ihr günstiger Thatsachen, die freilich durchaus nicht ausschlaggebend sind.

Ich hatte als gemeinschaftlichen, für alle Hauptgruppen der Paläichthyer noch nachweisbaren Ausgangspunkt der Wanderung des Beckens ungefähr das 16.—18. Rumpfmetamer gefunden. Die Frage, ob dies auch der primäre Ausbildungsort der Extremität sei, führt zu dem Problem der gemeinsamen oder getrennten Entstehung der paarigen Gliedmaßen. Denn nimmt man letztere an, so wird im Hinblick auf die Ausbildung der Vordergliedmaße im 10.—14. Metamer, die der Hintergliedmaße im 16.—18. Segment wenigstens dann als sehr wahrscheinlich betrachtet werden müssen, wenn beide Gliedmaßen in nicht zu großen zeitlichen Zwischenräumen entstanden sind. Wir sehen nämlich in der Regel eine selbständige Funktion der Flossen bei den lebenden Knorpelfischen nur dann garantiert, wenn ein Zwischenflossenraum besteht. Da, wo er durch nachträgliche Annäherung oder Ueberkreuzung der beiden Extremitäten verschwunden ist, geht entweder die eine

von ihnen einen völligen oder teilweisen Funktionswechsel ein (Rochen: hintere Extremität: Lauffinger, Mixipterygium), und die andere vergrößert ihre Ausdehnung und Funktionstüchtigkeit auf ihre Kosten (Brustflosse: Rhiniden, Rochen), oder beide büßen ihre Bedeutung für die Schwimm- und Balancierbewegungen zum größten Teil ein (Anacanthinen, Acanthopteren). Ein geringer Zwischenflossenraum ist daher, wenn die Gliedmaßen getrennt entstanden sind, für die früheste phylogenetische Periode, in welcher beide Extremitäten da waren, sehr wahrscheinlich.

Die gemeinsame Anlage beider Gliedmaßen in Form einer einzigen, dem Rumpfe anliegenden Seitenfalte erfreut sich aber heute des Beifalles der größeren Zahl der Autoren, welche sich mit der Frage nach der Herkunft der Extremitäten beschäftigt haben, und gilt als gestützt, wenn nicht als bewiesen durch eine große Anzahl schlagender Argumente (ich nenne sie im folgenden kurz die Seitenfaltenhypothese). Auf diese muß ich deshalb näher eingehen.

Zuerst wurde der Bau und die ursprüngliche Entstehung der paarigen und unpaarigen Extremitäten miteinander verglichen und eine Uebereinstimmung bei beiden angenommen (von mehreren Autoren in voneinander unabhängiger und auch zum Teil sehr verschiedener Weise: Maclise 1847—1849, Gervais 1857, Humphry 1871, 1878). Es taucht in diesen Arbeiten der bald für die paarige, bald für die unpaarige Flosse mehr oder weniger klar ausgesprochene, aber nirgends näher begründete Gedanke auf, daß eine einheitliche Falte das Ursprüngliche gewesen sei. Auch Thacher (1876, 1877) ist hierhin zu rechnen, wenn auch bei ihm eine genauere Beweisführung versucht wird. Sie stützt sich ebenfalls nur[1]) auf den Vergleich mit den unpaaren Flossen. Man kann mit diesen noch so viele Analogien im Bau (wie auch Mivart [1879] fand) und noch so viele Anzeichen ehemaliger Verkürzungen und Verschiebungen ähnlich denen der paarigen Flossen nachweisen (wie es später P. Mayer [1886] gethan hat), ein Beweis für die Ableitung der paarigen Gliedmaße von einer einheitlichen Falte, wie sie bei den unpaaren auch nur erschlossen wird, ist damit nicht im entferntesten erbracht. Dieser Beweis muß direkt geführt werden. Das hat auch Balfour (1876), der

1) Der Vergleich mit den Seitenfalten unter dem Kiemenkorb des Amphioxus bedarf wohl, da er keine nähere Begründung vom Autor selbst erhalten hat, auch keiner Widerlegung.

zuerst eine klar durchgeführte Seitenfaltenhypothese aufstellte, erkannt. Er führt das erste diskutierbare Argument ins Feld: eine embryonale, primär auftretende Ektodermleiste, welche bei Selachiern beide Extremitätenanlagen im ersten Stadium miteinander verbinden sollte. Balfour fand diese Leiste bei Torpedo und drückte sich über ihr Vorkommen bei Squaliden zunächst nicht aus; später (1881) gab er zu, daß bei letzteren (Scyllium) dieselbe nicht vorhanden ist. Damit ist eine Schwierigkeit für die Beweiskraft der Ektodermleiste gegeben, denn „auffallend bleibt es immerhin", wie Rabl, ein Anhänger der Lateralfaltenhypothese, ganz richtig bemerkt (1893, S. 136), „daß bei den Rajiden die Flossenanlagen sich verbinden, bei den Squaliden aber, die man für älter zu halten gewohnt ist, nicht". Diese Schwierigkeit wurde, wie ich weiter unten zeigen will, durch neue Hypothesen zu beseitigen gesucht.

Einen zweiten, gleich starken Stoß erlitt das Balfour'sche Argument, dem sich insbesondere Dohrn (1884) angeschlossen hatte, durch den Nachweis Rabl's (1892) und kurz darauf Mollier's (1893), daß auch bei Rochen die früheste Anlage der beiden Extremitäten diskontinuierlich ist. Rabl sagt (1893, S. 116) über die Entwickelung von Torpedo marmorata: „An der vorderen Extremität bildet das Ektoderm über einer, allerdings noch ziemlich beschränkten[1]) Stelle schon eine niedrige Falte, die nach vorn und hinten flach ausläuft und in eine einfache Ektodermverdickung übergeht. An der eben bemerkbaren Anlage der hinteren Extremität ist noch keine Falte, wohl aber eine Ektodermverdickung erkennbar. Diese steht aber mit der der vorderen Extremität ebensowenig wie bei Pristiurus in Zusammenhang"[1]). Später kommt nach Rabl und Mollier eine sekundäre und vorübergehende Verschmelzung bei Torpedo zustande; das ist die Balfour'sche Ektodermleiste. Rabl schließt daraus ganz folgerichtig, „daß gegen die Annahme kontinuierlicher Flossensäume die Thatsache spricht, daß bei allen Selachiern die ersten Anlagen der Extremitäten voneinander getrennt sind[1]) und bei den Squaliden auch während der weiteren Entwickelung getrennt bleiben" (S. 135). Trotzdem glauben Rabl und viele neuere Autoren (z. B. Mollier) die Balfour'sche Ektodermleiste nur durch die Seitenfaltenhypothese erklären zu können.

---

1) Die gesperrt gedruckten Stellen sind von mir hervorgehoben.

Ich glaube eine andere Erklärung für dieselbe geben zu können, die der von Jaeckel (1894) vorgeschlagenen verwandt ist. Ich halte die ältere, auch jetzt noch von manchen Autoren vertretene Ansicht, daß die Brustflosse der Rochen erst sekundär der Bauchflosse, manchmal bis zur Ueberkreuzung der Ränder, nahe gerückt sei (Gegenbaur, Fürbringer, Jäckel u. a. m.) für die richtige und glaube sie durch verschiedene Argumente beweisen zu können. Dieselben seien kurz nochmals zusammengestellt:

1) Die vordere Gliedmaße der Rochen ist mit ihrem hinteren Rand und dem Schultergürtel in kontinuierlichem Vorrücken nach hinten begriffen. Dies ergiebt der Vergleich der Innervation derselben bei verschiedenen Species und Familien (Taf. XVII, Ausnahme Pristis) und von Embryonen und ausgewachsenen Individuen derselben Species (Textfigur 1, S. 331).

2) Der Plexus lumbalis der Rochen-Hintergliedmaße war, wie sein Vorkommen bei Pristis zeigt, ursprünglich vorhanden, ist aber beim Sägefisch rudimentär, bei allen anderen von mir untersuchten Rochen verschwunden.

3) Die Berührung der Innervationsgebiete beider Rochen-Gliedmaßen ist keine gleichmäßige [1]). Entweder bestehen noch Zwischenräume von Bruchteilen zweier oder eines Myomers (Rhinobatus; Raja vomer, Myliobatis, Taf. XVII) oder Unterschiede in der Dicke der Aeste der Grenznerven (Raja fullonica, Taf. XIV, Fig. 2). In anderen Fällen (Torpedo, Raja clavata, Trygon) ist kein Zwischenraum vorhanden, die Grenznerven folgen sich kontinuierlich und ohne Unterschiede ihrer Ausbildung. Schließlich ist ein Grenznerv (Raja vomer, fullonica) und in einem analogen Fall bei Squaliden (Rhina) sind zwei Grenznerven beiden Gliedmaßen gemeinsam (Taf. XVII).

Auf Grund des Vergleiches mit Teleostiern, bei welchen durch die fraglos sekundäre Annäherung der Bauchflosse an und über die Brustflosse hinaus (Anacanthinen, Acanthopteren) Nervenumgestaltungen hervorgerufen werden, welche bis ins Detail den bei Selachiern geschilderten analog sind, wird man auch den gleichen Schluß einer sekundären Annäherung der Flossen für Rochen machen.

4) Bei Torpedo ocellata, einem der Rochen, bei welchem die

---

1) Die Interpterygialzone bei Pristis kommt als retrograde Bildung nicht in Betracht.

Grenze zwischen den beiden Innervationsgebieten anscheinend eine glatte ist, erweist sich dieselbe in verschiedenen Altersstadien als schwankend. Bei einem Embryo liegt sie zwichen dem 28. und 29., bei ausgebildeten Tieren zwischen dem 30. und 31. Myomer (Textfig. 1, S. 331, vergl. auch S. 375 Anm.). Die Berührungsstelle zwischen Vorder- und Hinterflosse verschiebt sich noch während der Embryonalentwickelung.

Jäckel hat auf die bei ausgebildeten Rochen vorhandene, beide Flossen verbindende Hautfalte hingewiesen, welche er als Folgeerscheinung der sekundären Annäherung der Gliedmaßen betrachtet, und Balfour und seinen Nachfolgern eingewendet, gerade so gut wie die in der Ontogenese sekundär entstehende Ektodermleiste hätte man auch diese Hautfalte als Beweismittel für die Seitenfaltenhypothese anführen können (1894, S. 14). Es wäre interessant, meine ich, bei solchen Rochen, bei welchen diese Hautfalte vorkommt (sehr deutlich ist sie bei Raja-Arten), zu verfolgen, ob sie sich nicht von der Balfour'schen Ektodermleiste ableitet. Jedenfalls beweist diese Falte, wie Jäckel sehr richtig hervorgehoben hat, daß die Haut durch sekundäre Berührungen der Extremitäten zu Verbindungsbrücken emporgehoben werden kann. Bedenkt man die enge Berührung der Extremitätenanlagen bei Rochen zu der Zeit, wo die Myotome ihre Knospen abwerfen, und zu welcher bei manchen Raja-Arten eine direkte Kontinuität vorhanden sein muß, indem ein und dasselbe Myotom beiden Anlagen Knospen liefert, und sieht man, daß bei Torpedo eine gewisse Kontinuität durch Verschiebung von Muskelelementen von einer Flosse zur anderen sich lange erhält [1]), so erscheint mir das Auftreten einer embryonalen „Hautfalte", einer Ektodermleiste, als Anpassung an diese Kontinuität der Muskelanlagen weniger auffallend als das Vorhandensein bei ausgebildeten Tieren, bei welchen die Muskulatur beider Extremitäten ganz getrennt ist. In der That erhebt sich die Ektodermleiste, wie aus Rabl's Angaben (S. 116 und 120) hervorgeht, erst in dem Stadium, wo die Abschnürung der Muskelknospen im Grenzgebiet beider Flossen erfolgt.

Damit ist m. E. auch die letzte Anwendung, welche das

---

1) Vergl. dazu S. 333 Anm. Diese Verschiebung braucht man sich nicht als eine direkte Verlagerung von embryonalen Muskelelementen der Bauch- auf die Brustflosse vorzustellen, um die obige Deutung aufrecht zu erhalten.

Balfour'sche Argument gefunden hat, widerlegt. Einen Ausbau hat dasselbe andererseits durch einige Autoren gefunden, welche Seitenfalten bei anderen Fischen sahen oder erschließen zu können glaubten. Dohrn hat (1884) bei einem Embryo von Centrina eine, Brust- und Bauchflosse verbindende Hautfalte kurz erwähnt. Diese Falte fand ich auch beim ausgewachsenen Tier sehr schön ausgebildet (Textfig. 2A S. 334). Sie steht aber gar nicht mit der Brustflosse in Zusammenhang. Wenn auch ihr vorderes Ende von deren Basis nicht weit entfernt ist, so liegt es doch deutlich (bei meinem Exemplar um $1^1/_2$ cm) ventral von ihr und reicht fast bis zu ihrem vorderen Rand. Die Lage der Hautnerven zu der soliden Falte (Textfig. 2B, sie wird von einem Polster elastischen subkutanen Bindegewebes gestützt) erinnert an die Stellung derselben Nerven zur Basis der Extremitäten. Deshalb möchte ich den Dohrn'schen Vergleich mit einer rudimentären Flosse nicht ganz von der Hand weisen. Jedenfalls kann sie aber nur ein Teil der Bauchflosse sein oder aus einem solchen sich in eigenartiger Weise entwickelt haben (S. 336).

Garman hat angedeutet, daß die Falten des Kieles bei Chlamydoselachus Reste der Extremitätenseitenfalten seien (1885/86). Aus der Innervation der Kielmuskeln und der speciellen Anordnung derselben konnte ich jedoch eine von den Extremitäten ganz unabhängige Entstehung des Kieles durch einen komplizierten und hochdifferenzierten Einfaltungsprozeß der Bauchwand nachweisen (S. 338, Textfig. 3).

Noch mehr hängt die Behauptung einiger Paläontologen (Cope 1890, Woodward 1891) in der Luft, daß die den Selachiern nahestehenden fossilen Acanthodier bei einem Mitglied, Climatius, noch Spuren der Seitenfalte aufwiesen. Es handelt sich hier um eine Reihe Knochenstacheln, ähnlich den Knochenstacheln am Vorderrand der paarigen und unpaaren Flossen sowie an anderen Körperstellen bei Selachiern und anderen Fischen, also um ganz sekundäre Hautskelettgebilde, welche hintereinander in der Bauchwand liegen. Von einer verbindenden Membran ist nichts erhalten.

Man kann, diese Argumente zusammenfassend, behaupten, daß die von der Lateralfaltenhypothese postulierte primitive Verbindung der Vorder- und Hintergliedmaße bis heute noch von keinem Menschen gesehen worden ist. Die vorkommenden Verbindungen (Balfour'sche Ektodermleiste) sind nachweislich nicht primitiver Natur. —

Es sind jedoch eine Reihe anderer Argumente von verschiedenen Autoren angeführt worden, welche auf indirektem Wege die Seitenfaltenhypothese sichern sollen.

Mollier hat daraus, daß in frühen Embryonalstadien von Torpedo alle Rumpfurwirbel durch Knospen zur Bildung der Gliedmaßenmuskulatur beisteuern [1]), auf die Kontinuität der ursprünglichen Extremitätenanlage geschlossen (1893, S. 72). Wenn er als besonders beweisend hinzufügt, daß „die Produkte derselben in den fertigen Flossen noch vollzählig nachweisbar sind", so scheint mir in dieser Thatsache nur die Erklärung des ontogenetischen Befundes gegeben zu sein. Denn wie könnten die Produkte der Myotome in den fertigen Flossen liegen, wenn sie nicht einmal an dieselben abgeliefert worden wären? Ich verstehe deshalb Mollier's Anmerkung nicht, in der er sagt: „Daß ich selbstverständlich die Rochenbrustflosse in Bezug auf ihre definitive Form nicht für etwas Primitives [2]) halte, brauche ich wohl kaum zu erwähnen" (S. 73). Gerade durch die sekundäre und hochdifferenzierte ausgebildete Form erklärt es sich, daß nicht nur bei Torpedo, sondern bei allen Rochen alle oder fast sämtliche Rumpfmetameren Muskel- und Nervenelemente an die Extremitäten liefern. Die ontogenetische Entwickelung ist eine bloße Folge, keine Voraussetzung dieser Thatsache. Wäre durch die Versorgung der Extremitäten durch Aeste aller Rumpfnerven die Lateralfalte bewiesen, so müßten die meisten Rochen (und Rhina) folgerichtig eine Extremität statt der beiden Flossen haben.

Aehnlich ist von Dohrn (1884) die Existenz der Abortivknospen der Squaliden, welche in dem Raume zwischen Vorder- und Hintergliedmaße bekanntlich von ihm (später von Mayer, Rabl u. a.) auch bei denjenigen Myotomen gefunden wurden, welche am Aufbau der Extremitäten nicht teilnehmen, wenn auch nicht für die Seitenfaltenhypothese, so doch für eine metamerische, von vorn bis hinten längs der ganzen Rumpfwand reichende Existenz der aus Parapodien bestehenden Urflosse herangezogen worden. Später wurden die Abortivknospen auch (von Rabl, Wiedersheim, Mollier) zur Stütze der Lateralfaltenhypothese verwendet. Gegenbaur hat schon dagegen Verwahrung eingelegt und im Gegenteil die Seitenfalte wie die Abortivknospen als

1) Nach Rabl (1893) sind die vier vordersten Urwirbel nicht beteiligt.

2) Im Text steht „primitiver", wohl ein Druckfehler.

Zeugen der Verschiebung der Hintergliedmaße citiert (1879, 1895)[1]. Ich kann einen Beitrag zur Stütze seiner Ansicht durch den mehrfach erwähnten Befund bei Rhina liefern. Hier liegt ein Squalide vor, bei welchem im fast ausgebildeten Zustand[2]) noch sämtliche Rumpfnerven (die vordersten beiden ausgenommen) Aeste zu den Extremitäten entsenden (Taf. XVII). Ein Teil der von ihnen versorgten Muskulatur liegt im Zwischenflossenraum. Sie ist rudimentär, zum Teil schon abortiv geworden und sieht offenbar ihrem völligen Untergang entgegen (Taf. XII, Fig. 6). Unter den Nachkommen der jetzt lebenden Rhiniden werden voraussichtlich diese Myotome wie bei allen anderen Squaliden nur während der Ontogenese Abortivknospen abwerfen. Da jene Muskeln aber zur Beckenflosse gehören und von Beckenflossennerven versorgt werden, so haben wir hier bei einem Squaliden den Beweis vor uns, daß die abortiven Muskeln im Zwischenflossenraum in der That auf Verschiebungen der Hintergliedmaße zu beziehen sind. So wenig wie bei Rhina, bei welcher jetzt noch alle Rumpfmyotome die Flossenmuskeln aufbauen helfen, die Extremitäten eine Einheit bilden noch bildeten (Verschränkung der Innervationsgebiete), so wenig darf man aus den Abortivknospen auf eine ehemalige Lateralfalte oder dergl. schließen.

Damit sind die Gründe besprochen, welche zu Gunsten der Seitenfaltenhypothese, soweit mir die Litteratur bekannt ist, angeführt worden sind. Nur auf die aus der Anlage und Form des Skelettes der Gliedmaßen hergeleiteten Hilfsargumente für dieselbe bin ich hier nicht eingegangen. Ich werde sie im nächsten Kapitel, auch von anderen Gesichtspunkten ausgehend, gesondert besprechen. —

Ueberschaut man die Konsequenzen, welche aus der Seitenfaltenhypothese in der von den Autoren vertretenen Form gezogen worden sind, so erweisen sich diese als gerade so unhaltbar wie die Hypothese selbst. Es sollen sich (Smith Woodward 1892, Mollier 1893) die ursprünglich kontinuierlichen Seitenfalten an einer Stelle durchschnüren und von hier aus bald durch Konzentration der Basis (Zusammenrücken der Flossenträger, laterales Wachstum der Flosse bei sistiertem cranio-caudalen Wachstum u. dergl.), bald durch Ausfall von Segmenten die verschiedenen

1) Diese Argumentation hat Dohrn als „erstaunlich" bezeichnet und ad absurdum zu führen versucht. Vergl. 1884, S. 188.

2) Ich untersuchte einen fast reifen Embryo.

Flossenformen der Selachier, Holocephalen, Dipnoer und höheren Wirbeltiere herausbilden.

Betrachtet man, von dieser Voraussetzung ausgehend, die Tafel XVII und die darin niedergelegten Befunde, so sieht man, daß nicht nur bei Rochen die Durchschnürung der Urfalte jedesmal an einer anderen Stelle stattgefunden haben müßte, sondern daß bei den meisten Squaliden, Holocephalen und Dipnoern die Durchschnürungsstelle in eine Körpergegend fällt, welche bei den Rochen von der Brustflosse eingenommen wird (Ceratodus, Chimaera). Besonders evident wird dies (namentlich für Squaliden), wenn man die Interpterygialzone, berechtigterweise, zum größten Teil wenigstens mit zum Bereich der Hintergliedmaße rechnet. Es würde also zu folgern sein, daß in den Brustflossen der Rochen Homologa der Beckenflossen bei Dipnoern, Holocephalen und Squaliden und umgekehrt steckten. Die Brustflosse von Ceratodus z. B. würde dem vorderen Teil der Brustflosse etwa von Rhinobatus homolog sein (speciell dem vordersten Teil des Propterygiums) und seine Beckenflosse dem hintersten Teil, etwa dem Metapterygium, der Brustflosse dieses Rochen. Das Mesopterygium von Rhinobatus hätte bei Ceratodus kein Homologon. Durch seinen Ausfall wäre der Zwischenflossenraum entstanden. „Konzentrationen“ der Flossenskelette hätten dann die Abweichungen der Form der beiden Gliedmaßen bei Ceratodus gegenüber der Brustflosse bei Rhinobatus hervorgerufen u. s. w. Sieht man ferner, wie außerordentlich die Lage des Schultergürtels in der Tabelle Taf. XVII schwankt (der Hauptkanal desselben verschiebt sich durch 28 Metameren), so wird man auf Grund der erwähnten Voraussetzung und bei Ausschluß der Wanderungen nicht anders können, als den Schultergürtel von Trygon mit dem Becken von Spinax und Prionodon, das Becken von Chimaera mit dem Schultergürtel einer Raja-Art zu homologisieren, bei welcher derselbe ein wenig weiter caudal als bei Raja vomer steht.

Die Unmöglichkeit solcher Schlüsse, welche jede phylogenetische Verknüpfung und Verwandtschaft der untersuchten Fische negieren würden, erweist auch die Voraussetzung als nicht stichhaltig.

Schließlich wird die Frage nach der Herkunft des Skelettes der Gliedmaßen weitere Auskunft über das Problem der gemeinsamen oder getrennten Entstehung der Extremitäten geben. Denn je nachdem die Beantwortung eine mehr ausgedehnte oder auf kurze Entfernung konzentrierte ursprüngliche Form der Extremi-

tätenbögen befürwortet, wird ein gemeinsamer oder getrennter Urzustand der Flossen an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn man an der ursprünglichen Lage der Vordergliedmaße im 10.—14. Metamer und der Hintergliedmaße im 16.—18. Metamer festhält. In dieser Richtung erinnere ich an den schon früher erbrachten Nachweis, daß nicht, wie Garman, Wiedersheim und Mollier meinen, die breiten Becken die primitiven sind, sondern daß umgekehrt breitere und an Nervenlöchern reichere Extremitätengürtel sich von schmäleren, an Kanälen ärmeren ableiten. Doch ist damit die Frage keineswegs erschöpft, zumal alle Extremitätenhypothesen und -theorien gerade die Entstehung des Skelettes zu ihrem Ausgangs- und Stützpunkt gewählt haben.

3. Gliedmafsenskelett und Gliedmafsenmuskulatur. Metamerische oder einheitliche Entstehung des Skelettes (Rabl's und Mollier's Formel).

Die Anhänger der Seitenfaltenhypothese versuchten teils zur Gewinnung eines Ausgangspunktes, teils zur Durchführung der Konsequenzen derselben den Nachweis aufzustellen, daß die von Gegenbaur (1865, 1872 und spätere Arbeiten) behauptete und erwiesene primäre Einheitlichkeit der Gliedmaßenbögen und Basalia metapterygii als der ältesten Teile des Extremitätenskelettes auf einer Täuschung beruhe. Es ist an die Stelle derselben die heute weit verbreitete Ansicht getreten, daß die Gliedmaßen ursprünglich eine „streng metamere Struktur“ gehabt hätten, d. h. daß nicht nur die Muskeln, Nerven, Gefäße und übrigen Weichteile derselben von einer Reihe von getrennten Körpersegmenten sich ableiteten und ursprünglich selbst getrennt gewesen wären, sondern daß ebenso das Skelett in den Metameren des Rumpfes entstanden sei und aus, diesen entsprechenden, getrennten Stäben durch teilweise basale Verschmelzung sich differenziert habe. Würde diese Ansicht bewiesen sein, so würde man in der That daraus auf eine einst sehr breite Horizontalausdehnung der Basis vieler Flossen schließen können, eine indirekte Stütze für die Lateralfaltenhypothese gewinnen und besonders für die zu Ende des vorigen Kapitels gestellte Frage nach der primitiven Größe und Stellung der Urflossen eine bestimmte Antwort erhalten. Dies ist für mich der Grund, auf die Argumente kurz einzugehen, welche für die diskontinuierliche Ursprungsform des Gliedmaßenskelettes aufgestellt worden sind. Neue Untersuchungen darüber kann ich nicht beibringen, hoffe jedoch durch den Ver-

gleich der metameren Muskulatur und ihrer Innervation mit dem Skelett auf Grund der in dieser Arbeit niedergelegten Befunde zur Kritik auch etwas Positives beisteuern zu können.

Die Hypothese von der „streng metameren Struktur“ [1]) der Gliedmaßen findet selbstverständlich ein fatales Hindernis in der Thatsache, daß bei den meisten Fischen die Basal- und Stützbogenknorpel einheitliche Gebilde sind. Die Argumente, welche zur Beseitigung derselben und für eine diskontinuierliche Uranlage des Skelettes bisher beigebracht wurden, sind teils ontogenetischer, teils vergleichend-anatomischer, teils paläontologischer Natur. Ich brauche von denselben nur das Wesentlichste hervorzuheben, da ausführlichere Litteraturübersichten schon von Wiedersheim (1892) und Mollier (1893 und 1897) gegeben worden sind und außerdem Gegenbaur (1895) eine ungemein scharfsinnige und klare kritische Beurteilung der einschlägigen Arbeiten geliefert hat.

In der Ontogenese der Selachier hat man vergebens nach einer diskontinuierlichen Anlage gesucht. Das Basipterygium (= Basale metapterygii) und der Extremitätenbogen legen sich bei beiden Flossen einheitlich an und zwar ersteres und die ihm benachbarte Partie des letzteren gleichzeitig in einem Stück. Später wachsen die ventralen und dorsalen Fortsätze der Gliedmaßenbögen und die Radien des Skelettes von dieser Anlage aus, und sie gliedert sich in ihre Teile. Abgesehen von Wiedersheim (1892), welcher im ersten Stadium getrennte Radienanlagen gesehen zu haben angiebt [2]), sind darin alle Autoren von Balfour an einig (Balfour, Rabl, Mollier; letzterer hat besonders gegen Wiedersheim Stellung genommen und seine Befunde durch sehr genaue Abbildungen belegt, die bei jenem Autor für das kritische Stadium fehlen). Neuerdings hat Mollier die ältere Angabe von v. Rautenfeld (1882), daß bei der Bauchflosse der Ganoiden, welche bekanntlich im ausgebildeten Zustand eine Anzahl diskreter Knorpelstücke besitzen, im frühesten Stadium der Ontogenese nur diskrete knorpelige Anlagen auftreten, dahin berichtigt, daß darin schon eine spätere Bildung vorliegt und daß auch bei Ganoiden beim ersten Erscheinen des Bauchflossenskelettes (Vorknorpel) die Anlage eine kontinuierliche ist (1897). Auch hier steht er im vollen Gegensatz zu Wiedersheim (1892), trotz-

---

1) Mollier, 1893, S. 145.

2) Ob Dohrn theoretisch oder empirisch zu derselben Auffassung gekommen ist, kann man aus seinem Text nicht mit Sicherheit entnehmen (1884, S. 173).

dem beiden Autoren dieselben Schnittserien zur Untersuchung vorlagen. Doch läßt die genaue Beschreibung und Abbildung bei Mollier wohl keinen Zweifel an der Richtigkeit seiner Befunde zu.

Trotzdem es als gesichertes Ergebnis gelten kann, daß bei allen bisher in ihrer Ontogenese bekannt gewordenen Knorpelfischen, selbst bei der Ganoidenbeckenflosse, die erste Anlage des Skelettes als eine kontinuierliche Vorknorpelspange auftritt, wird doch von den meisten Autoren hierin nichts Primitives gesehen. Schon Balfour (1881), welcher ausdrücklich die unsegmentierte Anlage des Vorknorpelstreifens betonte, hielt dieselbe, Thacher's (1876, 1877) und Mivart's (1878, 1879) unabhängig voneinander geäußerter Ansicht von einer basalen, sekundären Verschmelzung der Radien folgend, für einen späteren Erwerb. Es bestimmt ihn einmal dazu die von letzterem Autor herangezogene Analogie der unpaaren Flossen, bei welchen Verschmelzungen von Radien vorkommen. Da solche schon früher auch beim Meso- und Propterygium der paarigen Flossen selbst gefunden worden sind (Gegenbaur 1868, 1870), sehe ich nicht ein, was diese Analogie Neues beweisen könnte. Sicherlich doch nicht, daß speciell das Meta-(Basi-)pterygium ein Verschmelzungsprodukt ist. Außerdem sieht Balfour in der Thatsache, daß die ersten Anlagen der diskreten Radien an ihrer Basis in kontinuierlichem Zusammenhang mit der einheitlichen Vorknorpelspange stehen, „somewhat in favour of such coalescence“ (1881, S. 668). Mollier dagegen sucht die von ihm am klarsten dargestellte und am energischsten von allen Autoren verfochtene einheitliche primitive Anlage des Skelettes als eine sekundär erworbene durch die Hilfshypothese zu begründen, daß die Basis der Flosse von vornherein zu stark „konzentriert“ sei, um für diskrete Vorknorpelanlagen Raum zu gewähren. Er hält diese Deutung selbst angesichts seines Befundes an der Beckenflosse der Ganoiden (1897) aufrecht. Denn dort findet er in der einheitlichen Vorknorpelspange „mit Ausnahme des cranialsten Abschnittes“ (S. 56) verdünnte Stellen, welche den späteren Grenzlinien der, wie er ausdrücklich zugiebt, von den Ganoiden sekundär erworbenen isolierten Knorpelstäbe entsprechen. Diese Diskontinuität in dem Ausbildungsgrad der ersten Anlage (nicht der Anlage selbst, die einheitlich ist) ist für ihn trotz der unverkennbaren Beziehung zu späteren Zuständen „der lang gesuchte Beweis“ (!) „von der Entstehung des primären Basale aus der Verschmelzung basaler Strahlenenden“ (S. 56). Gerade der cranialste Teil der Skelettanlage aber, welcher allein

bei Acipenser später nicht in Knorpelstäbe zerfällt, hat auch allein jene Verdünnungsstellen des Vorknorpels nicht. Schlagendere ontogenetische Befunde gegen seine Theorie konnte Mollier wohl nicht bringen.

Die besonders von Thacher, dem Begründer der Verschmelzungshypothese, herbeigezogenen vergleichend-anatomischen Momente gipfeln darin, daß in der Beckenflosse der Ganoiden häufig diskrete Knorpelstäbe vorkommen und daß in diesen ein primitiver Zustand noch erhalten sei (1876, 1877). Wiedersheim hat sich dem angeschlossen und die Beckenflosse der Knorpelganoiden für das Prototyp einer primitiven Wirbeltierextremität erklärt (1892). Diese Deutungen sind wegen der sonstigen phylogenetischen Stellung der Ganoiden äußerst angreifbar und in dieser Hinsicht von Gegenbaur (1895) und Fürbringer (1897) hinreichend beleuchtet worden. Vollends hinfällig werden sie durch den oben erwähnten Nachweis Mollier's, daß die Ontogenese im ersten Stadium die Kontinuität der Anlage bewahrt hat (1897).

Die paläontologischen Argumente beschränken sich auf die im vorigen Kapitel bereits erwähnte Stachelreihe des Climatius (Cope, 1890, Smith Woodward, 1891) und auf Befunde von Newberry, Woodward (1892) und Dean (1896), welche „Cladodus"-Arten mit getrennten Radien beschrieben. Solange keine genaueren und kompletten Abbildungen vorliegen, läßt sich wenig über diese Angaben aussagen. Sagt doch Woodward selbst: „no fused basals can be detected with certainty[1]) in any of the specimens the writer has examined" (S. 32). Isolierte Radien finden sich andererseits auch bei recenten Knorpelfischen (Ganoidenbeckenflosse). Beweisend würden sie nur werden durch eine nähere Begründung ihrer primitiven Natur. Diese vermisse ich bei den bisherigen Beschreibungen der fossilen Funde[2]). —

Ueber Vermutungen und Hilfshypothesen ist bisher derjenige Zweig der Forschung nicht hinausgekommen, welcher nach einer ursprünglich getrennten metameren Anlage des Gliedmaßen-

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

2) Vergl. auch die Kritik der Ausführungen Dean's bei O. Reis (1896), welcher schreibt: „Ich glaube nicht, daß es viele Forscher giebt, welche die Ansicht Dean's bezüglich der höchsten Ursprünglichkeit dieser Flossenbildungen teilen, wohl aber viele, die, wie Schreiber dieses, sie für eine erst späte, hochdifferenzierte Form halten" (S. 213).

skelettes sucht. Trotzdem die Basis der Annahme von einer „streng metameren Struktur“ der Extremitäten auf allem anderen als beweisenden und unverrückbaren Thatsachen begründet ist, hat dieselbe als Arbeitshypothese bereits eine reiche Anwendung gefunden und ist besonders von Rabl zu einem weit aus- und rückschauenden Versuche ausgebaut worden, „gewisse Organisationsverhältnisse einer Tierform zu berechnen“, der zu der Hoffnung berechtige, später einmal, wenn alle nötigen Prämissen gegeben sind, wie der Autor meint, „für jede genau untersuchte Tierform eine Formel zu finden, welche uns in den Stand setzt, die gesamte Organisation derselben mit voller Sicherheit zu berechnen“ (1896, S. XXIX u. XXX). Dieser Versuch Rabl's ist besonders dankenswert, weil er eine konsequente Durchführung des Gedankens eines streng „segmentalen Aufbaues“ der Flossen vor Augen führt und zu beurteilen gestattet, was derselbe als heuristisches Prinzip leistet.

Rabl hat die Formel aufgestellt (1892, S. 135)[1]:

$$\frac{R}{2} + 4 = W.$$

Dieselbe besagt, daß bei Squaliden und Batoiden die Zahl der knorpeligen Flossenstrahlen (R) gleich ist der doppelten Zahl der Urwirbel (W), die sich an der Bildung der Flossen beteiligen (S. 130). Da nach Rabl's Befunden im primitiven Stadium alle Urwirbel mit Ausnahme der 4 vordersten (Torpedo) am Aufbau der Flossen sich beteiligen sollen, ist dieser Satz dahin von ihm verallgemeinert worden, daß an Stelle der Urwirbel die Zahl der Rumpfwirbel des ausgebildeten Tieres gesetzt werden kann. Nur statt der ausfallenden 4 vordersten Myotome müssen folgerichtig 4 Wirbel von der Gesamtzahl derselben in Abzug gebracht werden. Eine genaue Wiedergabe dieser Voraussetzungen ist obige Formel. Rabl hat sie an einem größeren Material von Skeletten geprüft und für richtig befunden.

Der letztere Teil der Argumentation Rabl's ist jedoch von Mollier (1893) angegriffen worden, der bei Torpedo alle eigentlichen Rumpfmyotome an der Versorgung der Extremitäten beteiligt findet und deshalb den Abzug von 4 Wirbeln nicht gelten lassen will.

Um deshalb nicht durch diese, wie auch Rabl (1896) sagt, „untergeordnete Modifikation“[2]) der Formel zu Irrtümern

1) Corning bestätigte sie für Knochenfische (1895, S. 81).
2) Ich komme auf dieselbe unten zurück.

Veranlassung zu geben, will ich mich bei meiner Nachprüfung des RABL'schen Gesetzes lediglich auf die erste Voraussetzung beschränken, „daß die Zahl der Strahlen gleich ist der doppelten Zahl der Urwirbel, die sich an der Bildung der Flosse beteiligen". $\frac{R}{2} = W$ bedeutet für mich deshalb, daß, getreu dem Wortlaut und Sinne dieses Satzes, bei jeder Flosse die Zahl ihrer Knorpelradien (R) gleich ist der doppelten Zahl der Urwirbel (W), welche sie versorgt haben. Aus der Innervation der Flossen läßt sich bestimmen, wie viel Urwirbel Material an sie geliefert haben. Denn jeder Spinalnerv entspricht einem Myomer. Die Zahl der Knorpelradien zählte ich an den von mir untersuchten Fischen jedesmal an derselben Flosse, für welche die Nerven präpariert worden waren. Dadurch glaubte ich allein die mannigfachen individuellen und antimeren Variationen der Radienzahl ausschalten zu können, über welche schon GEGENBAUR (1870, S. 435) genaue Angaben gemacht hat. In der folgenden Tabelle stelle ich die Resultate meiner Zählungen für Brust- und Beckenflosse getrennt zusammen und führe bei jedem Fall die Modifikation an, welche die Formel $\frac{R}{2} = W$ nach dem betreffenden Befund erfahren muß, um die Gleichung aufrecht zu erhalten. Bei der Beckenflosse der männlichen Tiere ist mit M das Mixipterygium bezeichnet. Da ich es noch nicht für ausgemacht halte, aus wie vielen Radien dasselbe entstanden ist (GEGENBAUR, 1870, MOLLIER, 1893), so führe ich es lieber als unbestimmten Faktor von jedenfalls geringer Größe ein, welcher in der Gleichung von der Zahl der Urwirbel in Abrechnung, aber für das Gesamtresultat in den vorliegenden Fällen kaum in Betracht kommt.

Tabelle s. Seite 446 und 447.

Die Tabelle enthält für die Brust- und Beckenflosse die verschiedensten Werte, welche bei ersterer zwischen den Extremen

$$\frac{R}{2} + 5\tfrac{1}{2} \text{ und } \frac{R}{2} - 7\tfrac{1}{2} = W$$

und bei letzterer zwischen

$$\frac{R}{2} + 17 \text{ und } \frac{R}{2} - 1\tfrac{1}{2} = W \ (+ M)$$

schwankt.

Die Gesamtschwankungsbreite erstreckt sich durch annähernd 23 Urwirbel, eine beträchtliche Größe, wenn man bedenkt, daß Ceratodus nur 31 Rumpfwirbel und die kleinsten Haie nur wenig mehr

Brustflosse:

	Zahl der Knorpelradien (R)	Zahl der Nerven (Urwirbel, W)	Notwendige Modifikationen der Formel $\frac{R}{2} = W$
Ceratodus	39	12	$\frac{R}{2} - 7\frac{1}{2} = W$
Chimaera	26	14	$\frac{R}{2} + 1 = W$
Heptanchus	25	18	$\frac{R}{2} + 5\frac{1}{2} = W$
Hexanchus	23	14	$\frac{R}{2} + 2\frac{1}{2} = W$
Chlamydoselachus	19	13	$\frac{R}{2} + 3\frac{1}{2} = W$
Acanthias	24	13	$\frac{R}{2} + 1 = W$
Centrina	17	14	$\frac{R}{2} + 5\frac{1}{2} = W$
Scymnus	16	12	$\frac{R}{2} + 4 = W$
Laemargus	19	10	$\frac{R}{2} + \frac{1}{2} = W$
Spinax	19	10	$\frac{R}{2} + \frac{1}{2} = W$
Prionodon	25	14	$\frac{R}{2} + 1\frac{1}{2} = W$
Zygaena	29	19	$\frac{R}{2} + 4\frac{1}{2} = W$
Odontaspis	19	15	$\frac{R}{2} + 5\frac{1}{2} = W$
Rhina	48	27	$\frac{R}{2} + 3 = W$
Torpedo	56	27	$\frac{R}{2} - 1 = W$
Rhinobatus	70	31	$\frac{R}{2} - 4 = W$
Pristis	55	28	$\frac{R}{2} + \frac{1}{2} = W$
Raja clavata	79	38	$\frac{R}{2} - 1\frac{1}{2} = W$
Raja vomer	100	44	$\frac{R}{2} - 6 = W$
Myliobatis	100	47	$\frac{R}{2} - 3 = W$
Trygon	112	57	$\frac{R}{2} + 1 = W$

besitzen. Da die Schuld an diesen Differenzen nicht etwa übersehenen Nerven zugeschoben werden kann, weil die Mehrzahl der Fälle das Plus gerade auf dieser Seite aufweist, kann die Ursache der Regellosigkeiten und Differenzen nur auf der Unrichtigkeit der Voraussetzungen der Formel beruhen, auf der Unrichtigkeit des Prinzipes der „streng metameren Struktur der Flossen“. Die von Rabl herangezogenen Zählungen an Skeletten ausgebildeter Tiere sind auf zu wenig Formen basiert, als daß auf Grund derselben die genereller gehaltene Formel ($\frac{R}{2} + 4 = W$) gegen die Widerlegung der specialisierteren ($\frac{R}{2} = W$ für die einzelne Flosse) aufrecht erhalten werden könnte.

Beckenflosse:

	Zahl der Knorpelradien (R)	Zahl der Nerven (Urwirbel, W)	Notwendige Modifikationen der Formel $\frac{R}{2} = W$
Ceratodus ♀	29	13	$\frac{R}{2} - 1\frac{1}{2} = W$
Chimaera ♂	13 + M	19	$\frac{R}{2} + 12\frac{1}{2} = W + M$
Heptanchus ♂	24 + M	22	$\frac{R}{2} + 10 = W + M$
Chlamydoselachus ♂	22 + M	28	$\frac{R}{2} + 17 = W + M$
Acanthias ♀	20	21	$\frac{R}{2} + 11 = W$
Centrina ♀	19	17	$\frac{R}{2} + 7\frac{1}{2} = W$
Scymnus ♀	14	13	$\frac{R}{2} + 6 = W$
Spinax ♀	19	13	$\frac{R}{2} + 3\frac{1}{2} = W$
Prionodon ♀	19	9	$\frac{R}{2} - \frac{1}{2} = W$
Zygaena ♂	18 + M	18	$\frac{R}{2} + 9 = W + M$
Odontaspis ♀	21	21	$\frac{R}{2} + 10\frac{1}{2} = W$
Rhina ♀	38	29	$\frac{R}{2} + 10 = W$
Torpedo ♀	20	12	$\frac{R}{2} + 2 = W$
Rhinobatus ♀	37	18	$\frac{R}{2} - \frac{1}{2} = W$
Pristis ♀	32	18	$\frac{R}{2} + 2 = W$
Raja clavata ♂	23 + M	18	$\frac{R}{2} + 6\frac{1}{2} = W + M$
Raja vomer ♂	22 + M	18	$\frac{R}{2} + 7 = W + M$
Myliobatis ♀	18	16	$\frac{R}{2} + 7 = W$
Trygon ♀	23	12	$\frac{R}{2} + \frac{1}{2} = W$

MOLLIER hat freilich einen Versuch gemacht, dieselbe zu stützen, trotzdem er schon bei Torpedo die RABL'sche Formel nicht bestätigt fand. Alle Urwirbel beteiligen sich nach seiner Angabe an der Versorgung der Flossen, und sie müßte, wie erwähnt, ganz allgemein $\frac{R}{2} = W$ heißen. Er zählte aber bei der Beckenflosse zwei Radien zu wenig und stellt deshalb statt der generellen RABL'schen Formel die neue auf

$$\frac{R}{2} + 2 = W$$

mit dem Zusatz: „Ich glaube aber nicht, daß diese Formel eine Verallgemeinerung für die Torpediniden oder für alle Rajiden zuließe" (1893, S. 153). Aber für die Brustflosse der Selachier scheint auch MOLLIER die RABL'sche Grundformel ($\frac{R}{2} = W$) gelten zu lassen.

Die zwei Radien, die Mollier bei Torpedo vermißte, vermehren sich bei anderen Selachiern, wie aus der Tabelle hervorgeht, bis auf ungefähr 17 und vermindern sich bis auf — 6. Die Hilfshypothese, einen Ausfall von Radien im ersteren Fall anzunehmen, dürfte bei der großen Zahl, die in manchen Fällen in Betracht kommt, nicht ausreichen und durch die Konsequenz, eine Zunahme bei negativem Vorzeichen postulieren zu müssen, widerlegt werden. Mollier irrt außerdem, wenn er glaubt, den Ausfall der beiden Radien (die vordersten Radien der Beckenflosse sollen es sein) bei Torpedo bewiesen zu haben. Denn wenn auch „zwischen den vier proximalsten Knospen keine solche zur Anlage gelangen“ (S. 59), so braucht ihr Fehlen nicht auf einer Reduktion zu beruhen; das Skelett hat sich vielmehr an eine andere Stelle verschoben, und die Radienanlagen fehlen deshalb an der alten Stelle, weil sie an eine andere, neue gelangt sind.

Der Versuch die ursprüngliche Metamerie des Flossenskelettes durch die zahlenmäßige Uebereinstimmung der Segmente mit den Urwirbeln zu begründen, ist als gescheitert anzusehen. Er mußte verunglücken; denn er ging u. a. von der Prämisse aus, daß ursprünglich eine völlige Uebereinstimmung zwischen Muskelknospen und Knorpelradien, Myotomen und Skelettteilen, eine völlig metamere Struktur der Flossen bestand.

Die Unrichtigkeit dieser Prämisse läßt sich aber auch durch direkte Gründe nachweisen. Dieselben sind bereits in den vorhergehenden Kapiteln erwähnt, und ich will sie deshalb nur kurz rekapitulierend hier zusammenstellen:

1) Die Mm. radiales der Brustflosse der primitiveren Haie (Squaliden: Acanthias, Taf. XII Fig. 1, Hexanchus, Laemargus) stimmen nicht genau in der jetzigen Lage mit derjenigen der Knorpelradien überein, namentlich nicht bei dem konstantesten Teil des Skelettes, dem Metapterygium [1]).

2) Die Innervation der Mm. radiales durch den distalen Plexus der Flossennerven erweist auch die jetzige Lage als eine neuerworbene. Die Rekonstruktion der haploneuren Muskelzonen ergiebt, daß sie ursprünglich besonders im konstanteren, metaptery-

1) Embryologische Angaben über eine völlige Lageübereinstimmung bedürfen, besonders soweit sie Squaliden betreffen, dringend der Nachprüfung.

gialen Flossenabschnitt und in den vom Skelett entfernten, oberflächlichen Lagen zu dem jetzigen Verlauf der Mm. radiales und Knorpelradien schräg, quer bis fast entgegengesetzt orientiert waren (Taf. XII, Fig. 2)[1]. Die dem Skelett angehefteten Muskelteile sind am stärksten verändert, die haploneuren Zonen über 3—5 Knorpelradien ausgedehnt und entsprechend mit ihren Nachbarn verschränkt (S. 383, Taf. XII, Fig. 1).

3) In der Ontogenese legen sich die Knorpelradien erst an, wenn die Muskelknospen basal verschmolzen sind, und jedes einzelne Muskelbündel dadurch nicht mehr haploneur, sondern polyneur gebaut ist (Mollier).

4) Die Insertionen, die häufig in der Wirbeltierreihe die primitiveren Instanzen gegenüber den Ursprüngen darstellen (Fürbringer, 1888) sind bei den meisten Mm. radiales der Squaliden jetzt noch vom Flossenskelett unabhängig. Sie setzen sich bei der Beckenflosse (v. Davidoff) und bei der Brustflosse im meta- und mesopterygialen Abschnitt ausschließlich an die Hornfäden an. Beim Propterygium gewinnen sie erst Anheftungspunkte an das Knorpelskelett und viel ausgedehntere in allen Teilen der Rochenflosse.

Alle diese Instanzen beweisen die ursprüngliche Inkongruenz und gegenseitige Unabhängigkeit zwischen Skelett und Muskulatur. Erst durch die allmähliche Ueberwanderung der Ursprünge von der Bauchwand auf das Skelett ist die gegenseitige Anpassung eingeleitet worden. Eine genauere Verfolgung der einzelnen noch erkennbaren Stadien bis zu der teilweisen oder völligen Uebereinstimmung in Lage und Anordnung muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Ist das Skelett der Gliedmaßen nicht metamer entstanden, so kann man aus ihm keine Stütze für die Lateralfaltenhypothese und für die ursprünglich breite Basis der Flosse herleiten. Es besteht kein Grund, eine gemeinsame Anlage der primitiven Gliedmaßen anzunehmen. —

Wir müssen uns dagegen nach der Herkunft des knorpeligen Stützapparates der Flosse umsehen. Unser Kausal-

1) Ich muß hinzufügen, daß im Hebe- und Senkmuskel die vom gleichen Spinalnerven versorgten haploneuren Zonen durchaus nicht genau übereinander liegen.

bedürfnis darf sich nicht damit begnügen, in dem unvermittelten Auftauchen des ersten Vorknorpelstreifens in der Basis der Flossenanlage während der Ontogenese der Selachier eine Erklärung für die Skelettbildung zu sehen. Wie Gegenbaur so klar dargelegt hat, würden wir damit der alten, metaphysisch-teleologischen Auffassung, welche die Genese der Organe aus ihrem Endzweck, hier der Stützfunktion, erklären will, verfallen (1895, S. 157).

Die Extremitätentheorie Gegenbaur's (1869 und folgende Jahre), welche heute nur über einen beschränkten Kreis von Anhängern verfügt, leitet das Skelett der paarigen Gliedmaßen in genialer Weise von den Kiemenbögen und deren Radienbesatz ab. Schließen wir uns dieser an, so läßt sich dieser Umwandlungsproceß ohne die Hilfsannahme früherer Verschiebungen als der noch nachweisbaren für die Vordergliedmaße ungefähr im 10.—14. und für die Hintergliedmaße ungefähr im 16.—18. Rumpfmetamer lokalisieren. Aber auch der Annahme stehen keine Schwierigkeiten im Wege, daß die Umwandlung an einem weiter cranialwärts gelegenen Orte eingetreten und von dort aus eine Wanderung bis zu den Stellen erfolgt sei, bis zu welchen wir die Verschiebungen der Gliedmaßen zur Zeit rückwärts verfolgen können. In dem Maße, als die letzten Kiemenbögen in die Rumpfwand sich von innen her einsenkten oder in der Rumpfwand sich nach hinten verschoben, gewannen die Rumpfmuskeln Beziehungen zu ihnen, verdrängten als das jugendkräftigere Element die alte Visceralmuskulatur (Fürbringer 1895, 1897) und wandelten die letzten, rudimentären Bögen mit ihren Radien allmählich in Bewegungsorgane um. Vielleicht ist zuerst nur einer (der wievielste es war, ist auch mutmaßlich nicht festzustellen) zur Ruderflosse geworden. Bei der weiteren, nach vorn fortschreitenden Reduktion des Kiemenkorbes würde diese erste Flosse, die spätere Bauchflosse, aus uns noch unbekannten Gründen liegen geblieben sein und dadurch die Veranlassung zur Entstehung der zweiten, der Brustflosse, gegeben haben. Denn stets sehen wir bei den Fischen mit kräftigen Ruderflossen die funktionstüchtigste vorn am Rumpf, direkt hinter dem Kiemenkorb liegen; dort muß eine Prädilektionsstelle für eine ausgiebige Funktion sich befinden. Wird diese Stelle frei, so wird die Wiederholung desjenigen Prozesses begreiflich, welcher bei der Entstehung der Hintergliedmaße schon einmal thätig war. Der Reduktionsprozeß schritt dann nach vorn derart allmählich weiter fort, daß die Vordergliedmaße — im Gegensatz zur hinteren Extremität — von ihrem Ent-

stehungsort aus der Verschiebung der hinteren Grenze des Kiemenkorbes folgen konnte. Die Hintergliedmaße wird dagegen schon früh den Weg nach hinten angetreten haben, um den Abstand von der vorderen Extremität zu vergrößern, welcher gleichfalls für eine ausgiebige Funktion beider Flossen erforderlich ist. Wo die Hintergliedmaße bei den Vorfahren der Holocephalen und Selachier die Cloake erreicht hat, ist nur mutmaßlich zu bestimmen. Wahrscheinlich war die Reduktion der Leibeshöhle von hinten nach vorn beträchtlich fortgeschritten und der Schwanz zum kräftigen Steuer- und Propulsionsorgan entwickelt, so daß die Ausbildung des Mixipterygiums bei einer funktionell geschwächten Flosse einsetzte, deren Thätigkeit beim Schwimmen sich nach der endgiltigen Befestigung in der Aftergegend völlig auf eine Beihilfe bei der Aequilibrierung des Körpers beschränken mußte. Mit der weiteren Verkürzung der Leibeshöhle wanderte die Hintergliedmaße retrograd nach vorn; bei manchen Haien ist dieser Prozeß noch im Gange, bei anderen scheint ein Stillstand zu bestehen, wieder bei anderen (Torpediniden, Myliobatiden, Trygoniden) ist eine abermalige Ausdehnung der Leibeshöhle und Wanderung der Flosse nach hinten im Flusse. Inwieweit kleinere Schwankungen in der Ausdehnung der Leibeshöhle zwischen die großen sich eingeschoben haben, darüber könnte nur bei Berücksichtigung der Innervation der Kloake und des Darmes, des Sympathicus, entschieden werden.

Selbstverständlich sind dies alles nur Annahmen von mittlerer Wahrscheinlichkeit, die nichts anderes zeigen sollen, als daß an den Punkten, bis zu denen die beiden Gliedmaßen in ihrer phylogenetischen Vorgeschichte an der Hand der bis jetzt bekannten Thatsachen sich verfolgen ließen, die Kiemenbogentheorie einsetzen kann, ohne Fühlung mit den auch in dieser Arbeit niedergelegten Befunden zu verlieren und ohne in Unmöglichkeiten sich zu verstricken, wie es die Lateralfaltenhypothese thut.

Schluß: Extremitätentheorie.

Wenn ich mich bei den letzten Schlußfolgerungen für die Herkunft der Extremitäten auf den Boden der Gegenbaur'schen Theorie gestellt habe, so weiß ich wohl, daß man durch eine Untersuchung der Muskeln und Nerven der Gliedmaßen ihrer

durchweg spinalen Abkunft wegen keinen positiven Beweis für die viscerale Abstammung des Extremitätenskelettes wird liefern können. Nach dieser Richtung hin kann die vorliegende Arbeit für die Begründung jener Theorie direkt nichts leisten. Die positiven Argumente, zu denen neben den Arbeiten des Begründers besonders diejenigen von Fürbringer beigesteuert haben (Visceralmuskeln und -nerven der Brustflosse: Mm. trapezius und interscapularis, Perichondriumäste des Vagus; Copulae am Schultergürtel, Fürbringer, 1873, 1874, 1897, auch Vetter, 1874), sind von letzterem kürzlich noch sehr einleuchtend zusammengestellt worden (1897), nachdem Gegenbaur selbst vor einigen Jahren noch einmal energisch seinen alten Standpunkt gegen neuere Angriffe verteidigt und durch neuere Untersuchungen gefestigt hatte (1895).

Nur in indirekter Weise sind meine Untersuchungen vielleicht geeignet, der Gegenbaur'schen Theorie eine größere Ueberzeugungskraft zu verleihen. Jäckel hat als Grund der Einbuße, welche diese erlitten hat, angeführt, „daß die Homologie des Schultergürtels mit den peripherischen Skelettelementen der vorderen Körpersegmente, also mit den Visceral- und dem von diesen unzweifelhaft abzuleitenden Kieferbogen im Hinblick auf die primitive Organisation der Selachier nicht von der Hand zu weisen sei, aber der schuldig gebliebene Beweis, daß auch der Beckengürtel mit jenen homolog sei, hat in unserer Zeit, wie es scheint, die Mehrzahl der Zoologen veranlaßt, jene so nahe liegende Theorie in toto als unbegründet fallen zu lassen“ (1894, S. 3). Wenn man auch denken sollte, daß die Annahme hochgradiger Wanderungen der Extremitäten nach den detaillierten Nachweisen solcher selbst bei höheren und sehr specialisierten Wirbeltieren (Fürbringer, 1875, 1879, 1887, 1888, 1897) gerade bei den niedersten und ursprünglichsten Mitgliedern der Klasse den geringsten Bedenken begegnen würde, so wird doch immer wieder der Einwand gegen die Gegenbaur'sche Extremitätentheorie erhoben, daß eine so weite Verschiebung eines Kiemenbogens undenkbar sei, wie sie das Becken nach derselben durchgemacht haben müsse. In dieser Richtung geben meine Untersuchungen nicht nur einige weitere Beiträge für die Größe der Verschiebungen und Wanderungen, die an Ausdehnung die bisher bekannten Maximalmaße übertreffen (Verschiebung der Vordergliedmaße um mehr als 20 Wirbel bei Rochen gegen 14—15 bei Vögeln nach Fürbringer [1888, S. 977]), sondern sie bieten auch eine ganz specielle Waffe gegen jenen

Einwand. Bei den Rochen wandert der Schultergürtel successive so weit nach hinten, daß er bei einigen in denjenigen Segmenten liegt, in welchen bei manchen Squaliden, bei Chimaera und Ceratodus der Beckengürtel sich findet (Taf. XVII, Trygon, Raja vomer — Spinax, Prionodon; Chimaera; Ceratodus). Man wird sich daraufhin dem Schluß nicht entziehen können, daß die Verschiebung, welche man bei dem einen Visceralbogen, dem Schultergürtel, Schritt für Schritt verfolgt hat, auch ein anderer, der Beckengürtel, bei einander verwandten Tieren erlitten haben kann, zumal auch für diesen eine Verschiebung in derselben Richtung, wenn auch nicht von der jetzigen hinteren Grenze des Kiemenkorbes, so doch von einer früheren, weiter caudal gelegenen durch direkte Beweisstücke belegt wird (Plexus lumbalis).

Der zweite Punkt betrifft das Verhältnis der Extremitätenmuskulatur zum Extremitätenskelett. Auch hier hat FÜRBRINGER denjenigen Einwand bereits entkräftet, welcher aus der spinalen Abkunft der ersteren auch auf eine gleiche des letzteren schließen und daraufhin die viscerale Natur der Gliedmaßenknorpel negieren zu können glaubte. Denn er wies nach (1895, 1897), daß „unzweifelhaft spinale Muskeln in zunehmendem Maße sich unzweifelhaft cranialer und branchialer Skeletteile bemächtigt und zu einem sekundären Verbande heterogenetischer, heterodynamer Muskel- und Skelettelemente geführt haben. Basalia, Copulae, Copularia und angrenzende Teile der ventralen Branchialia stehen bereits bei den niedrigsten Selachiern unter dem Einflusse epibranchialer und hypobranchialer spinaler Muskeln: diese Muskulatur greift weiter und bemächtigt sich am letzten Kiemenbogen schon von den Selachiern ab immer größerer Strecken derselben (der ganzen ventralen, bei den Dipnoern auch der dorsalen Branchialia resp. der ihnen entsprechenden Strecken). . . Es vollzieht sich somit zusehends eine Besitznahme palaeobranchialer Skelettelemente durch die spinale Muskulatur in dem Maße, als die respiratorische Funktion der Kiemenbogen mehr und mehr verloren geht“ (1897, S. 721, 722). Unter dem steten, befruchtenden Einfluß seiner Ideen habe ich die andere Seite dieses Problems in Angriff nehmen und mir die Frage vorlegen können, ob bei der Gliedmaße selbst die Anpassung der eingewanderten spinalen Elemente an das Skelett eine absolute ist, wie fast allgemein behauptet wird, oder ob nicht Spuren der ursprünglichen Diskrepanzen, des sekundären

Verbandes heterogenetischer Muskel- und Skelettelemente nachweisbar sind. Bei der Brustflosse, bei welcher am ehesten solche noch zu erwarten waren, haben sich vollständige Uebereinstimmungen der Lage spinaler Radialmuskeln und visceraler Radialknorpel überhaupt nicht gefunden. Die annähernden Konkordanzen ließen sich als sekundäre Erwerbungen infolge von Umlagerungen und Auflösungen ursprünglich haploneurer Muskelzonen und Verschmelzungen zu jetzt bestehenden polyneuren Muskeln erweisen. Diese fanden sich am konstantesten und (nach der Gegenbaur-schen Theorie) primitivsten Teil der Brustflosse, am Metapterygium und an den oberflächlichen Muskeln am wenigsten weit fortgeschritten, an den tiefen Teilen, den Ursprüngen am Skelett, und den auf dem Meso- und Propterygium liegenden Abschnitten am weitesten entwickelt. Dagegen konnte die Unhaltbarkeit der Anschauungen einer ursprünglich metameren Struktur des Skelettes durch die Nachprüfung der Rabl-Mollier'schen Formel dargethan werden. Diese Untersuchungen sind jedoch noch nicht abgeschlossen, da bisher erst die Squaliden Berücksichtigung finden konnten. Weitere Argumente, namentlich im Hinblick auf die Archipterygiumtheorie, sind aus der Ausdehnung derselben auf die übrigen Palaichthyer und auf die Beckenflossen dieser Tiere zu erhoffen.

Ich würde es als einen großen Fortschritt betrachten, wenn die neueren Untersuchungen über die Gliedmaßenfrage das bescheidene Resultat hätten, daß eine erneute kritische Prüfung der genialen und vielseitigen Theorie des großen Meisters der Morphologie auch von den wesentlich auf embryologischem Boden arbeitenden Forschern angestrebt würde und nicht eine negierende Methode der Fragestellung Anerkennung fände, welche an den Anfang ihrer Arbeit die durch nichts gerechtfertigte Behauptung stellt, daß der Streit zwischen Gegenbaur's Theorie und der „Thacher-Mivart-Balfour-Dohrn'schen Lehre“ zu Ungunsten der ersteren entschieden sei. Nur der Streit enthüllt die Wahrheit. Und ehe diese in den dunklen und schwierigen letzten Problemen der Gliedmaßenmorphologie gefunden worden ist, wird noch mancher Streit durchgefochten werden müssen. Mögen alle Richtungen der morphologischen Forschung dabei auf dem Plane sein!

Jena, im Oktober 1897.

Alphabetisches Verzeichnis der im Text citierten litterarischen Quellen.

Adolphi, H., Ueber Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. I. Bufo variabilis. Morph. Jahrbuch, XIX, S. 313—376, 1 Taf., 4 Textfig., Leipzig 1893. II. Pelobates fuscus und Rana esculenta. Ibidem XXII, S. 449—490, Leipzig 1895. III. Bufo cinereus. Ibidem XXV, S. 115—142, 1 Taf., Leipzig 1896.

Balfour, F. M., A preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes. Quarterly Journal of Microsc. Science, 3 Taf., 1874. Reprinted in the Memorial-Edition of the Works of Francis Maitland Balfour, Vol. I, p. 60—112, London 1885.

— A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. Journal of Anatomy and Physiol., Vol. XI, London and Cambridge 1878. Reprinted in the M.-E., Vol. I, p. 203—520, 15 Taf., London 1885.

— A Treatise on Comparative Embryology, I, II, London 1880, 1881. — Deutsch von B. Vetter, Handbuch der vergleichenden Embryologie, I, II, Jena 1880, 1881.

— On the Development of the Skeleton of the paired Fins of Elasmobranchii, considered in Relation to its bearings on the Nature of the Limbs of the Vertebrata. Proc. of the Zool. Society of London, p. 656—670, 2 Taf., London 1881. Reprinted in M.-E., Vol. I, p. 714—734, London 1885.

v. Bardeleben, K., und Frohse, Ueber die Innervierung von Muskeln, insbesondere an den menschlichen Gliedmaßen. Verhandl. der Anatom. Gesellsch., 11. Vers. Gent 1897, S. 38—43.

Baur, G., Historische Bemerkungen. Internationale Monatsschrift f. Anat. und Hist., III, Heft 1, S. 1—5, 1896.

Bolk, L., Beziehungen zwischen Skelet, Muskulatur und Nerven der Extremitäten, dargelegt am Beckengürtel, an dessen Muskulatur, sowie am Plexus lumbo-sacralis. Morphol. Jahrbuch, XXI, S. 241—278, 14 Textfig., Leipzig 1894.

— Rekonstruktion der Segmentierung der Gliedmaßenmuskulatur, dargelegt an den Muskeln des Oberschenkels und des Schultergürtels. Ibidem XXII, S. 357—379, 15 Textfig., Leipzig 1895.

— Die Sklerozonie des Humerus. Zugleich ein Beitrag zur Bildungsgeschichte dieses Skeletteiles. Ibidem XXII, S. 391—411, 12 Textfig., Leipzig 1895.

Braus, H., Ueber die Rami ventrales des vorderen Spinalnerven einiger Selachier. Inaugural-Dissert., Jena 1892, 35 SS.
— und Drüner, L., Ueber ein neues Präpariermikroskop und über eine Methode, größere Tiere in toto histologisch zu konservieren. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., XXIX (N. F. XXII), S. 434—442, 3 Textfig., Jena 1895.
Cope, E. D., The Homologies of the Fins of Fishes. The American Naturalist, XXIV, p. 401—423, Philadelphia 1890.
Corning, H. K., Ueber die Entwickelung der Zungenmuskulatur bei Reptilien. Verhandlungen d. Anat. Gesellsch. 9. Vers. Basel, S. 165—175, 3 Textfig., Jena 1895.
— Ueber die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. Morphol. Jahrbuch, XXII, S. 79—99, 2 Taf., Leipzig 1895.
Cuvier, G., et Duméril, C., Vorlesungen über vergleichende Anatomie, übers. von J. F. Meckel, 2. Teil, Leipzig 1809.
— et Valenciennes, M., Histoire naturelle des poissons, Tome I, Paris 1828.
v. Davidoff, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische: I. Haie, Chimaera und Ganoidei chondrostei. Morphol. Jahrbuch, V, S. 450—520, 4 Taf., 1 Textfig., Leipzig 1879. II. Ganoidei holostei mit einem Anhang über das Becken einiger Physostomen, ibidem VI, auch als Inaugural-Dissert. gedruckt, 36 SS., 3 Taf., Leipzig 1880 (vorläufige Mitteilung betitelt: Ueber das Skelett der hinteren Gliedmaße der Ganoidei holostei und der physostomen Knochenfische, ibidem VI, S. 125—128). III. Ceratodus, ibidem IX, S. 117—162, 2 Taf., Leipzig 1883.
Dean, B., Contribution to the Morphology of Cladoselache (Cladodus). Journal of Morphology, IX, p. 87—114, Boston 1894.
— On the vertebral Column, Fins and ventral Armoring of Dinichthys. Transactions N. York Acad. Sc., 11. May 1896, p. 157 — 163, 2 Taf.
— Sharks and ancestral Fishes. Natural Science, VIII, p. 245—253, 6 Textfig., 1896.
— The fin fold Origin of the paired Limbs, in the Light of the Ptychopterygia of palaeozoic Sharks. Anatom. Anzeiger, XI, S. 673—679, 8 Textfig., Jena 1896.
Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Mitteilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel, V, S. 161—195, Leipzig 1884.
Drüner, L., und Braus, H., Das binokulare Präparier- und Horizontalmikroskop. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie und f. mikr. Techn., XIV, S. 5—10, 2 Textfig., 1897.
Duméril, Aug., Histoire naturelle des poissons ou ichthyologie générale. Elasmobranches. Paris 1865, mit Atlas.
Ewart, J. C., On the dorsal Branches of the cranial and spinal Nerves of Elasmobranchs. Proceedings of the Roy. Soc. of Edinburgh, XX, p. 475—480, 2 Textfig., Edinburgh 1895.

Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. I. Jenaische Zeitschr., VII, S. 237—320, 4 Taf., Leipzig 1873. II. Ibidem VIII, S. 175—280, 3 Taf., Jena 1874. III. Morpholog. Jahrbuch, I, S. 636—816, 4 Taf., Leipzig 1876.
— Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus. Morphol. Jahrbuch, V, S. 324—394, 2 Taf., Leipzig 1879.
— Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. I und II. Amsterdam und Jena 1888. (Der morphologische Abschnitt schon 1887 separat erschienen, Amsterdam 1887.)
— Ueber die mit dem Visceralskelett verbundenen spinalen Muskeln bei Selachiern. Jenaische Zeitschr., XXX, S. 127—135, Jena 1895.
— Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. für C. Gegenbaur, III, S. 350—788, 8 Taf., Leipzig 1897.
Gadow, H., Vögel. I. Anat. Teil. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, VI, Heft 4, Leipzig 1891.
Garman, S., Chlamydoselachus anguineus Garm., a living Species of Cladodont Shark. Bulletin of the Museum of. comp. Zool. of Harvard Coll., XII, p. 1—35, 20 Taf., Cambridge Mass. 1885.
Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. II. Schultergürtel der Wirbeltiere, Brustflosse der Fische, 9 Taf., Leipzig 1865.
— Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus. Jenaische Zeitschr., III, S. 359—420, 3 Taf., Jena 1868.
— Ueber das Skelett der Gliedmaßen der Wirbeltiere im allgemeinen und der Hintergliedmaßen der Selachier insbesondere. Jenaische Zeitschr. f. Nat., V, S. 397—447, 2 Taf., Leipzig 1870.
— Ueber die Modifikationen des Skeletts der Hindergliedmaßen bei den Männchen der Selachier und Chimären. Jenaische Zeitschr., V, S. 448—456, 1 Taf., Leipzig 1870.
— Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. III. Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskelettes der Wirbeltiere, 22 Taf., Leipzig 1872.
— Zur Gliedmaßenfrage. An die Untersuchungen v. Davidoff's angeknüpfte Bemerkungen. Morphol. Jahrb., V, S. 521—525, Leipzig 1879.
— Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Morphol. Jahrb., XIII, S. 1—114, Leipzig 1887.
— Ueber die Occipitalregion und ihre benachbarten Wirbel der Fische. Festschr. f. Albert von Kölliker, S. 1—33, 1 Taf., Leipzig 1887.
— Das Flossenskelett der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. Morphol. Jahrb., XXII, S. 119—160, 5 Textfig., Leipzig 1895.
Gervais, P., 1857 (erwähnt bei Baur 1886. Ich konnte mir die Arbeit nicht verschaffen. Die bei Howes 1887 als Quelle an-

gegebene Arbeit aus dem Jahre 1853: „De la comparaison des membres chez les animaux vertébrés, Extrait des Mém. de l'Acad. des sc. et l. de Montpellier", enthält die betreff. Citate nicht).

Girgensohn, O. G. L., Anatomie und Physiologie des Fischnervensystems. Mémoires présentés à l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg, p. 275—589, 15 Taf., St. Pétersbourg 1846.

Günther, A., Catalogue of the Fishes in the British Museum, VIII, London 1890.

— Description of Ceratodus, a Genus of Ganoid Fishes, recently discovered in Rivers of Queensland, Australia. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. of London, CLXI, p. 511—561, 12 Taf., London 1872.

— Handbuch der Ichthyologie. Uebers. von G. von Hayek, Wien 1886.

Harrison, R. S., The Development of the Fins of Teleosts (Prelim. Commun.). J. Hopkins Univ. Circulars, XIII, p. 59—61, Baltimore 1894.

— Die Entwickelung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwickelungsgesch., XLVI, S. 500—578, 4 Taf., Bonn 1895.

Haswell, W. A., On the Structure of the paired Fins of Ceratodus, with Remarks on the general Theory of the Vertebrate Limb. The Proceed. of the Linnean Society of New South Wales, VII, p. 2—11, 1 Taf., Sydney 1883.

— Studies on the Elasmobranch Skeleton. Ibidem IX, p. 71—119, 2 Taf., Sydney 1884.

Herringham, W., Abstract of Paper upon the minute Anatomy of the brachial Plexus. Proc. of the Royal Society of London, XL, p. 255—257, London 1886.

— The minute Anatomy of the brachial Plexus. Ibidem XLI, S. 423—441, London 1887.

Hoffmann, C. K., Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anz., IX, S. 638—653, 5 Textfig., Jena 1894.

— Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachii. Morphol. Jahrb., XXIV, S. 209—286, Leipzig 1896.

Howes, G. B., On the Skeleton and Affinities of the paired Fins of Ceratodus with Observations upon those of the Elasmobranchii. Proc. of the Zool. Society of London, p. 3—26, 3 Taf., London 1887.

— Observations on the pectoral fin-skeleton of the living batoid Fishes and of the extinct Genus Squaloraja, with especial reference to the affinities of the same. Ibidem p. 675—688, London 1890.

Humphry, G. M., On the homological relations to one another of the mesial and lateral fins of osseous Fishes. Journal of Anat. and Phys., V, Pl. 2, p. 59—66, Cambridge and London 1871.

— The muscles of the smooth Dog-Fish (Mustelus levis). Ibidem VI, p. 271—278, Pl. 13, Cambridge and London 1872.

HUMPHRY, G. M., The muscles of Ceratodus. Ibidem VI, p. 279—287, Pl. 14, Cambridge and London 1872.

— The limbs. Nature, XIII, 15. August, p. 427, London and New York 1878.

HUXLEY and EGERTON, Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom, Decade X, London 1861.

JACKSON, WM. HATCHETT, and CLARKE, WM. BRUCE, The brain and cranial nerves of Echinorhinus spinosus, with notes on the other viscera. The Journal of Anatomy and Physiology, p. 75—107, Pl. 7, Cambridge and London 1876.

JÄCKEL, O., Die eocänen Selachier vom Monte Bolca. Ein Beitrag zur Morphogenie der Wirbeltiere. 176 SS., 39 Textabb., 8 Taf. Berlin 1894.

v. JHERING, H., Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. 238 SS., 5 Taf., 36 Holzschn., Leipzig 1878.

KLAATSCH, H., Die Brustflosse der Crossopterygier. Ein Beitrag zur Anwendung der Archipterygiumtheorie auf die Gliedmaßen der Landwirbeltiere. Festschrift für CARL GEGENBAUR, Bd. I, S. 259—392, Taf. 1—4, und 42 Fig. im Text, Leipzig 1896.

KOWALEVSKY, A., Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, nebst einem Beitrag zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat., XIII, S. 181—304, Taf. 15, 16, Bonn 1877. (Citiert dort eine mir unzugängliche Arbeit [russisch] über dasselbe Thema in den Schriften der Naturforschergesellschaft in Kiew, I, Taf. 7, Fig. 17, 18.)

MACLISE, JOSEPH, Skeleton, bei TODD, The Cyclopaedia of anatomy and physiology, IV, Pt. 1, London 1847—1849.

MAREY, M., Des mouvements de natation de la Raie, p. 77—81, 2 Textfig. Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences, Tome CXVI, Paris 1893.

MAURER, F., Der Aufbau und die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morph. Jahrbuch, XVIII, S. 76—179, 1891.

— Die ventrale Rumpfmuskulatur der anuren Amphibien. Morph. Jahrb., XXII, S. 225—262, Taf. 6, 7, Leipzig 1895.

— Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien. Festschr. für GEGENBAUR, I, S. 181—256, Taf. 1—4, 1896.

MAYER, P., Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitteilungen aus der zool. Station zu Neapel, VI, S. 217—285, Taf. 15—19, 1886.

MAYS, K., Histo-physiologische Untersuchungen über die Verbreitung der Nerven in den Muskeln. Zeitschr. f. Biologie, XX (N. F. II), S. 449—530, Taf. 2—6, München und Leipzig 1884.

MIVART, S., Notes on the fins of Elasmobranchs, with considerations on the nature and homologues of vertebrate limbs (rec. 22. Dec. 1877, read 5. Febr. 1878). Transactions of the Zool. Society of London, X, p. 439—484, 10, Taf. 74—80, London 1879.

Meckel, J. F., System der vergl. Anatomie, II, Abt. 1, Halle 1824.
Mollier, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium. Anatomische Hefte I, Abt. 3, S. 1—156, 12 Textfig., Taf. 1—8, Wiesbaden 1893.
— Ueber die Entwickelung der fünfzehigen Extremität. Sitzungsber. der Gesellsch. für Morph. und Phys. in München 1894, H. 1, S. 1—17, 17 Textfig.
— Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. II. Das Cheiropterygium. Anatomische Hefte, V, H. 16, S. 433—529, 8 Taf., Wiesbaden 1895.
— Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. III. Die Entwickelung der paarigen Flossen des Störs. Anatomische Hefte, VIII, H. 24, S. 1—74, 17 Textfig., Taf. 1—10, Wiesbaden 1897.
Monro, Alex., The structure and physiology of Fishes explained and compared with those of man and other animals, 128 SS., 44 Taf., Edinburgh 1785.
Müller, Johannes, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. I. Osteologie und Myologie. Vorgetr. in d. K. Akad. d. Wissenschaften in Berlin im Jahre 1834. Abhandl. d. Berliner Ak. d. Wiss., S. 1—276, Berlin 1835.
Neal, H. v., The development of the hypoglossus musculature in Petromyzon and Squalus. Anat. Anz., XIII, No. 17. S. 441—463, 2 Textfig., Jena 1897.
Newberry, Monogr. U. S. Geological Survey No. XXVI (cit. nach Woodward 1892; mir nicht zugänglich).
Onodi, A., Neurologische Untersuchungen an Selachiern. Vorgetr. d. Ak., 11. Okt. 1886, S. 179—188 (Ganglion ciliare, Vagusgruppe). Mathematische und Naturwiss. Berichte aus Ungarn, V, Budapest Juni 1886 — Juni 1887.
— Neurologische Untersuchungen an Selachiern. Die Vagusgruppe. Resultate. Internationale Monatsschrift für Anat. und Histol., S. 325—329, Taf. 16, Leipzig 1886.
Owen, Richard, On the anatomy of vertebrates, Vol. I, Fishes and Reptiles, London 1866.
Parker, T. Jeffery, On the claspers of Callorhynchus. Notes from the Otago University. Nature, a weekly illustr. Journal of science, XXXIV, p. 635, London and New York 1886.
Paterson, A. M., The limb plexuses of mammals. Journal of Anatomy and Physiol., Vol. XXI (N. S. Vol. I), p. 611—634, 1 Taf., London 1887.
Rabl, C., Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morph. Jahrb., XIX, 1. Heft (1892), Taf. 4—7, Fig. 10—13 im Text, Leipzig 1893.
— Vorwort zum ersten Bande der Theorie des Mesoderms. 31 SS., Leipzig 1896.
v. Rautenfeld, E., Morphologische Untersuchungen über das Sklelett der Gliedmaßen von Ganoiden und Teleostiern. Inaug.-Diss. Dorpat 1882.
Reis, O., Ueber Acanthodes Bronni Agassiz. Morphol. Arbeiten, VI, 1. Heft, S. 143—220, Taf. 6 u. 7, 3 Textfig., Jena 1896.

Retzius, Andreas A., Observationes in anatomiam Chondropterygiorum, praecipue Squali et Rajae generum, 34 pp., 1 Taf., Lundae 1819.

Robin, Ch., Recherches sur un appareil qui se trouve sur les poissons du genre des Raies (Raia Cuv.) et qui présente les caractères anatomiques des organes électriques, lues à l'Inst., 18 mai 1846, Annales des sciences naturelles, III. Série, Zoologie Tome VII, p. 193—298, Pl. 3 u. 4, Paris 1847.

Rosenberg, E., Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morph. Jahrbuch, I, S. 83—198, Taf. 3—5, Leipzig 1875.

— Ueber das Kopfskelett einiger Selachier. Sitzungsber. d. Dorpater Naturf. Gesellsch., VIII, S. 31—34, Dorpat 1886.

Roux, Marg. le, Recherches sur le système nerveux des poissons (1. Thèse souten. 20. déc. 1887). Thèses prés. à la fac. des sciences de Paris, 115 pp., 4 Taf., Caen 1887.

Ruge, G., Der Verkürzungsprozeß am Rumpfe von Halbaffen. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Morph. Jahrb., XIII, S. 185—328, Taf. 7—10, 8 Textfig., Leipzig 1891.

— Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugetieren. Der Musculus rectus thoracio-abdominis der Primaten. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Morph. Jahrb. XIX, S. 376—427, Taf. 13—14, Leipzig 1892.

— Verschiebungen in den Endgebieten des Plexus lumbalis der Primaten. Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugetieren. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Morph. Jahrb., XX, S. 305—397, Taf. 13—14, 31 Textfig., Leipzig 1893.

Schneider, A., Ueber die Dipnoi und besonders die Flossen derselben. Schneider's Zoolog. Beiträge, II, Heft 1, S. 97—105, Taf. 6, 1887.

— Zur frühesten Entwickelung besonders der Muskeln der Elasmobranchier. Zoologische Beiträge, II, Heft 3, S. 251—266, Taf. 22, Breslau 1890.

— Studien zur Systematik und zur vergleichenden Anatomie; Entwickelungsgeschichte und Histologie der Wirbeltiere (Fragment). Zoolog. Beiträge, II, Heft 3, S. 267—270, Taf. 23—27 (ohne Text), Breslau 1890.

Sedgwick, Adam, Notes on Elasmobranch Development. The Quarterly Journal of Micr. Science, New Series. No 129, S. 559—584, Pl. 35, London 1891.

Semon, R., Die äußere Entwickelung des Ceratodus Forsteri. Semon: Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel, I, S. 29—50, Taf. 1—7, Jena 1893 (vergl. Jenaische Denkschriften, IV).

Sewertzoff, A., Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Anat. Anz., XIII, S. 409—425, 4 Textfig., Jena 1897.

Seydel, O., Ueber die Zwischensehnen und den metameren Aufbau des M. obliquus thoracico-abdominalis (abdominis) externus der Säugetiere. Morph. Jahrb., XVIII, S. 544—604, Taf. 20, 21, 24 Textfig., Leipzig 1891.

Solger, Zur Anatomie der Faultiere. Morph. Jahrb., I, S. 199, Taf. 6, Leipzig 1876.

Stannius, H., Observationes de systemate nervoso Acipenseris Sturionis. Symbolae ad anatomiam piscium, 40 pp., Rostock 1839.

— Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Lehrbuch der vergl. Anat. von Siebold und Stannius, II. Teil: Wirbeltiere, Berlin 1846.

— Das peripherische Nervensystem der Fische, anatomisch und physiologisch untersucht. Rektoratsprogramm, 156 SS., 5 Taf., Rostock 1849.

Swan, Joseph, Illustrations of the comparative anatomy of the nervous system, 198 pp., 26 Taf., London 1835.

'Swirski, Georg, Untersuchungen über die Entwickelung des Schultergürtels und des Skeletts der Brustflosse des Hechts. Inaug.-Diss., 61 SS., 2 Taf., Dorpart 1880.

Thacher, James, K., Median and paired fins, a contribution to the history of vertebrate limbs, Transactions of the Connecticut Academy of arts and sciences, Vol. III, Pt. II, p. 281—310. Pl. 49—60, New-Haven, Februar 1877.

— Ventral fins of Ganoids, Transactions of the Connecticut Academy of arts and sciences, Vol. IV, Pt. I, p. 233—242, Taf. 1—2, New Haven 1877.

Tiesing, B., Ein Beitrag zur Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., XXX, N. F. XXIII, S. 75—126, Taf. 1—7. Jena 1896.

Vetter, B., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jen. Zeitschr., VIII, S. 405—458, Taf. 14—15, 1874.

Wiedersheim, R., Das Skelett- und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Jen. Zeitschr. f. Naturw., XIV, S. 155—192, Jena 1880.

— Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien, 267 SS., Atlas von 17 Tafeln, 40 Fig. im Text, Jena 1892.

Wikström, D. A., Ueber die Innervation und den Bau der Myomeren der Rumpfmuskulatur einiger Fische. Anatom. Anzeiger, XIII, No. 15, S. 401—408, Jena 1897.

Woodward, A. Smith, Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum (natural history), Part II, London 1891.

— The evolution of fins. Natural Science, March, p. 28—35, London und New York 1892.

Tafel-Erklärung.

Die Figuren, welche die Bauchinnenseite der untersuchten Fische darstellen, sind, entsprechend der bei der Präparation aus technischen Gründen stets innegehaltenen Situation, so orientiert, daß das Rückenmark und Gehirn auf den Beschauer zu-, die Bauchmittellinie von demselben abgewandt ist.

Die Dicke der Nerven steht, wenigstens bei den feineren Aesten, nicht genau im Verhältnis zu dem Maßstab, in welchem die ganze Figur gehalten ist. Im Interesse der Deutlichkeit mußten namentlich die feinsten, nur bei starken Vergrößerungen sichtbaren Aestchen dicker, als sie in Wirklichkeit sind, gezeichnet werden, sollte nicht für die ganze Figur ein unverhältnismäßig großer Maßstab gewählt werden.

Die Figuren sind mit Hilfe eines, ein großes Gesichtsfeld gewährenden Zeichenapparates (Epper's Dikatopter) genau nach dem Präparat kopiert, und die Details mittelst genauer Zirkelmessung eingetragen.

Tafel IX.

Fig. 1. Ceratodus Forsteri: Innenseite der Bauchwand in der Gegend des Schultergürtels und der ersten Rippen.

Ein dichter Nervenplexus, welcher sich aus Aesten occipitaler, occipito-spinaler und spinaler Nerven zusammensetzt, versorgt den Musculus diaphragmaticus pericardii. Die in den Muskel eintretenden feinsten Aestchen liegen zum größten Teil unter den Nervenstämmen und sind deshalb nicht sichtbar.

Zur Extremität verlaufen die unter dem M. diaphragmaticus verschwindenden Nervenstämme (Plex. pteryg. ant.) und der weiter caudal in die Bauchmuskulatur eintretende Pl. pteryg. post. Zu ihnen gehört ein Collector, dessen vorderes Ende hier nur dargestellt ist. Die dunkel gehaltenen Partien desselben liegen innen von einer derben Fascie, welche den M. obliquus überzieht, die hell gehaltenen außen von derselben. Vergl. Text S. 303 und 430. Exemplar A, rechte Seite (Spiegelbild). Vergr. $2\,^{2}/_{3}$-fach.

Fig. 2. Raja clavata: Basis der Bauchflosse und Uebergangszone zwischen Rumpf- und Schwanzregion. Plexus pelicopteryg. post. s. sacralis (Pl. pteryg. post.) und Plexus der ventralen Aeste der Schwanznerven (x) im aufgelösten Zustand. Vergl. Text S. 366, 367. Linke Seite. Natürl. Größe.

Tafel X.

Fig. 1. Ceratodus Forsteri: Bauchwand von der Innenseite. Vorder- und Hintergliedmaße sind in ihren proximalen Teilen punktiert angedeutet, um die Situation zu den Spinalnerven zu zeigen. Von den Aesten der Spinalnerven sind nur die Rami pterygiales und ihre Plexusbildungen gezeichnet. Exemplar B, linke Seite. $^1/_2$ natürl. Größe.

Fig. 2. Ceratodus Forsteri: Plexus omo-pterygialis post. (vergl. Fig. 1), in seine serialen Bestandteile aufgelöst. Vergl. Text S. 302, 303. Exemplar B, linke Seite. 4-fach vergr.

Fig. 3. Chimaera monstrosa: occipitale, occipito-spinale und vorderste Spinalnerven mit ihren Ursprüngen aus dem Centralnervensystem. Vergl. Text S. 253, 254. Rechte Seite, von oben gesehen. Hinteres Schädeldach und oberer Teil des Anfangs der Wirbelsäule sind entfernt. Natürl. Größe.

Fig. 4. Chimaera monstrosa: Innenseite der Bauchwand; von den Aesten der Rami ventrales der Spinalnerven sind nur die Rami pterygiales mit ihren Plexusbildungen gezeichnet, sowie diejenigen Aeste, welche die Sägeplattenmuskulatur versorgen. Rechte Seite. Natürl. Größe.

Fig. 5. Acanthias vulgaris: Vagusursprung mit abgetrenntem hinteren Wurzelteil: Accessorius. Exemplar C. Vergl. Text S. 254 Anm. Ein wenig vergrößert.

Tafel XI.

Fig. 1. Heptanchus cinereus: die Nerven der Bauchflosse auf der Innenseite der Bauchwand. Vergl. Text S. 324, 342. Exemplar B, rechte Seite. 2-fach vergr.

Fig. 2. Heptanchus cinereus: die Plexusbildung der Aeste vom 29., 30., 31. Spinalnerven (Fig. 1) ist aufgelöst und ausgebreitet. Vergl. Text S. 324, 325. Exemplar B, rechts. 4-fach vergr.

Fig. 3. Hexanchus griseus: Foramina des Schultergürtels und die in sie eintretenden Nerven. Vergl. Text S. 270, 278. Exemplar B, rechte Seite. Natürl. Größe.

Fig. 4. Hexanchus griseus: dieselbe Stelle wie in Fig. 3 nach Entfernung der oberflächlichen Knorpelteile. Der Hauptkanal teilt sich in drei Kanäle. Vergl. Text wie bei Fig. 3.

Fig. 5. Spinax niger: Innenfläche des Bauches. Die Spinalnerven und ihre Rami pterygiales. Exemplar B. Natürl. Größe.

Fig. 6. Spinax niger: Schultergürtel mit Art. und Vena subclavia s. zonalis, sowie mit den ihn kreuzenden Brustflossennerven. Dasselbe Exemplar wie in Fig. 5, etwas stärker vergrößert. Vergl. Text S. 299, 300.

Fig. 7. Spinax niger: Ramus pterygialis des 1. Spinalnerven in seiner natürlichen Situation (in Fig. 5 ist das Verhältnis nach der Auflösung des Nervengeflechtes gezeichnet). Dasselbe Exemplar wie in Fig. 5. Stark vergrößert. Vergl. Text S. 280, Anm.

Fig. 8. Acanthias vulgaris: Kreuzung des R. intestinalis N. vagi mit dem Plexus cervico-brachialis. Vergl. Text S. 252. 2-fach vergr. Exemplar C, rechts.

Tafel XII.

Fig. 1. Acanthias vulgaris: Musculus pterygialis inferior (Flossensenker), von der Innenfläche gesehen d. h. derjenigen Seite, mit welcher er dem Knorpelskelett anliegt. Die Konturen der Knorpel sind mit gestrichelten Linien eingetragen, und die Radien mit lateinischen Ziffern bezeichnet; die seriale Nummer des jede Stelle des Muskels innervierenden Nervenästchens ist notiert; die lateralen Mm. radiales sind mit griechischen Buchstaben versehen; mit α ist der auf dem Endstrahl des Metapterygiums liegende M. rad. bezeichnet. Die medial von ihm befindlichen Muskeln tragen lateinische Buchstaben. Vergl. Text S. 309. Exemplar C, rechte Flosse. Vergr. nicht ganz 3-fach.

Fig. 2. Acanthias vulgaris: derselbe Muskel von der Außenfläche d. h. der gegen die Haut gekehrten Seite gesehen. Es sind die von Aestchen desselben Spinalnerven versorgten Muskelgebiete durch punktierte Linien umgrenzt. Die betr. Nervenziffer ist in jeden haploneuren Bezirk eingetragen. Vergl. Text S. 308. Exemplar C, rechte Flosse. Vergr. nicht ganz 3-fach.

Fig. 3. Rhina squatina: Medulla oblongata und Anfang des Rückenmarkes nach Eröffnung von Schädel und Wirbelsäule, von der Seite gesehen. Rechte Seite. 4-fach vergrößert.

Fig. 4. Rhina squatina: Innenseite der Bauchwand. Spinalnerven mit ihren Rami pterygiales. Rechte Seite. Natürl. Größe.

Fig. 5. Rhina squatina: Schultergürtel nach Wegnahme der Seitenrumpfmuskulatur und Auflösung des Plexus brachialis. Etwas vergrößert.

Fig. 6. Rhina squatina: Muskulatur der Bauchflosse, nach Abnahme der Haut von außen gezeichnet. Natürl. Größe. Vergl. Text S. 322.

Tafel XIII.

Fig. 1. Chlamydoselachus anguineus: Innervation der Bauchflosse. Diejenigen Nervenäste, welche sich zum Plexus lumbalis verbinden, sind ein wenig dunkler konturiert. Der Kielmuskel ist an einer Stelle durchschnitten, und das caudale Stück auf eine kurze Strecke abgehoben, um den Verlauf seiner Nerven zu zeigen. $^5/_4$ natürl. Größe.

Fig. 2. Chlamydoselachus anguineus: 15 μ dicker, gefärbter Querschnitt durch den Kiel. *a* Musc. rectus, *b* Kielmuskel, *a'* dünne Endplatte des Bauchmuskels, welche rechts eine Einbiegung nach innen erkennen läßt. $5^1/_4$-fache Vergrößerung. Vergl. Text S. 337.

Fig. 3. Raja vomer: Innenseite der Bauchwand. Innervation der Brustflosse. Der Musc. obliquus ist zum Teil abgetragen. Bei *m* sind oberflächliche Fasern des M. obliquus stehen geblieben, welche sich auf die Muskulatur der Beckenflosse legen, aber nicht mit derselben verschmelzen. Bei *x* findet sich eine bindegewebige Unterbrechung in der scheinbar in den M. pteryg. sup. eintretenden Muskelfaser. Natürl. Größe. Rechte Seite.

Tafel XIV.

Fig. 1. Raja vomer: Medulla oblongata, Rückenmark (nach Abtragung der oberen Schädel- und Wirbelsäulenwand) und Plexus cervico-brachialis, von oben, außen. Die Stellen *a*, *b*, *c* schließen an die gleich bezeichneten in Fig. 3, Tafel XIII an. Natürl. Größe. Rechte Seite.

Fig. 2. Raja fullonica: letzter Brustflossen- und erster Beckenflossennerv B. *A* vorletzter omopterygialer, *C* zweiter pelicopterygialer Nerv. Ast *d* verläuft auf der Innenseite, Ast *c* auf der Außenseite der Seitenrumpfmuskulatur. Ast *a* geht zum Flossensenker, *b* zum Flossenheber der Bauchflosse. (Die seriale Zahl der betreffenden Nerven wurde nicht ermittelt.) Natürl. Größe. Rechte Seite. Vergl. Text S. 330.

Fig. 3. Rhinobatus columnae: die Austrittsstellen der vordersten Spinalnerven aus dem Skelett. 3-fach vergrößert. Linke Seite.

Fig. 4. Rhinobatus columnae: Plexus cervico-brachialis nach der Auflösung in seine Elemente. Natürl. Größe. Linke Seite.

Fig. 5. Rhinobatus columnae: Innenseite der Bauchwand. Am hintersten Rand der Brustflosse ist der M. obliqu. abgetragen, ebenso im Bereich der ganzen Beckenflosse, so daß an diesen Stellen der Verlauf der Rami pterygiales sichtbar ist. Natürl. Größe. Linke Seite.

Tafel XV.

Fig. 1. Pristis cuspidatus: Medulla und Rückenmark (nach Eröffnung von Schädelhöhle und Wirbelsäule) mit den Ursprüngen der vordersten Spinalnerven. 3-fach vergr. Rechte Seite.

Fig. 2. Pristis cuspidatus: Innenseite der Bauchwand. Der unter der Vena parietalis gelegene Plexus lumbalis ist in Fig. 4 vergrößert abgebildet. Bei *a* befindet sich der äußere Kontur des M. obl. Der R. pteryg. 52 verläuft also auf eine lange Strecke hin direkt unter der Haut. Natürl. Gr. Rechte Seite.

Fig. 3. Pristis cuspidatus: Brustgürtel nach Entfernung der Bauchmuskulatur. Ein wenig vergr.

Fig. 4. Pristis cuspidatus: Plexus lumbalis, stark vergrößert. Vergl. Text S. 348.

Fig. 5. Pristis cuspidatus: Beckengürtel nach Entfernung des M. obl. Ein wenig vergr.

Fig. 6. Torpedo narce: Plexus cervico-brachialis. Sein Ursprung aus Gehirn und Rückenmark und sein Verhalten zum Schultergürtel. Nach Entfernung der Rumpfwand von oben außen gesehen. Natürl. Gr. Rechte Seite.

Fig. 7. Torpedo narce: Beckenflosse mit ihrer Innervation. Von der Innenseite des Bauches aus gesehen. Ein wenig vergr. Rechte Seite.

Tafel XVI.

Fig. 1. Trygon walga: Medulla und Rückenmark nach Eröffnung von Schädel und Wirbelsäule. Plexus cervico-brachialis. 2-fach vergr. Rechte Seite. Vergl. Text S. 256—258.

Fig. 2. Trygon walga: Bauchwand, von der Innenseite gesehen. An der Beckenflosse ist die Seitenrumpfmuskulatur entfernt, um die Rami pterygiales zu zeigen. Ebenso am hintersten Rand der Brustflosse. Natürl. Gr. Rechte Seite.

Fig. 3. Trygon walga: Durchtritt der unteren Wurzel des 5., 6. und 7. Spinalnerven durch die Wirbelsäule. Stark vergr. Vergl. Text S. 263.

Fig. 4. Myliobatis Nieuhofii: Medulla und Rückenmark nach Eröffnung von Schädel und Wirbelsäule. Natürl. Gr. Rechte Seite. Vergl. Text S. 258—259.

Fig. 5. Myliobatis Nieuhofii: dasselbe nach Entfernung des N. vagus. Etwas vergrößert. Vergl. Text wie bei Fig. 4.

Fig. 6. Myliobatis Nieuhofii: Bauchwand von innen. An der Beckenflosse ist die Bauchwand entfernt, um die Eintrittsstellen der Rr. pterygiales zu zeigen, ebenso im Bereich der beiden letzten omo-pterygialen Nerven. Natürl. Gr. Rechte Seite.

Tafel XVII.

Die Tafelerklärung ist der Tafel selbst vorgeheftet. Außerdem findet sich im Text S. 375 — 377 eine detaillierte Beschreibung derselben.

Inhaltsverzeichnis.

Aufsteigende und absteigende Zoologie.

Von

Ernst Haeckel.

„Die Frage, wie die Thiere entstanden seien, gehört überhaupt nicht zu dem Arbeitsbereiche der exacten Naturwissenschaft; und die Versuche, eine Antwort darauf zu geben, sind genau so ablehnend zu beurtheilen, wie die vielen, längst zu Grabe getragenen Theorien über unlösbare Probleme früherer Zeiten". Mit diesem unzweideutigen Urtheilspruche beginnt der Schluß-Absatz eines neuen Lehrbuchs der Zoologie, welches soeben erschienen ist und welches Herr Dr. Albert Fleischmann, Professor der Zoologie in Erlangen „nach morphogenetischen Gesichtspunkten bearbeitet" hat (Wiesbaden, Kreidel, 1898). In dem Vorworte zu seinem Lehrbuche, welches vom 1. October 1897 datirt ist, sagt der Verfasser: „Unverbrüchlich habe ich die zuerst durch physiologische Untersuchungen begründete Anschauung von der Wandelbarkeit aller organischen Gebilde als leitendes Princip für die Schilderung der formalen Eigenschaften der Thiere festgehalten, und allen Abschnitten des Buches den Stempel der genetischen Morphologie aufgedrückt" (S. X).

Der unbefangene Leser, der diesen „genetischen" Anfang und jenen „antigenetischen" Schluß des Lehrbuchs vergleicht, wird vermuthlich unser Erstaunen über den fundamentalen Gegensatz beider Ansichten theilen. Im Anfang wird die genetische Methode, deren wichtigster Lehrsatz die Wandelbarkeit der organischen Arten ist, als höchstes „leitendes Princip" hingestellt und auch an zahlreichen Stellen des Buches durchzuführen versucht; wichtige allgemeine Erscheinungen, die zu den Stützen der modernen Entwickelungslehre gehören: Vererbung und Anpassung, sympathische Färbung und Mimicry, Generationswechsel und Entwickelungsgeschichte der Individuen werden ausführlich erörtert, und zwar so, daß der unbefangene Leser daraus von selbst ihre Bedeutung für die Descendenz-Theorie errathen kann. Diese selbst aber wird von Fleischmann als ein „phantastischer Roman", ein „abstractes Phantasie-Spiel" bezeichnet; und wie am Schlusse, so wird auch in vielen allgemeinen Betrachtungen des

Buches hervorgehoben, daß das „Phantasie-Gemälde des Descendenz-Romanes aller thatsächlichen Grundlagen entbehre“. — „Wenn man sich klar macht, was eine Species erst recht eigentlich bedeutet, so erkennt man die Unmöglichkeit, über ihre Veränderlichkeit etwas Bestimmtes auszusagen. — Die Art-Eigenschaften sind unveränderlich.“ (S. 385 ff.)

Beim Lesen dieser und ähnlicher Sätze wird man vielleicht denken, der Verfasser gehöre zu jenen, jetzt fast ausgestorbenen Zoologen, welche das alte Dogma von der Species-Constanz ehrlich festhalten und welche niemals die Ueberzeugung von der Transmutation der Arten haben gewinnen können. Aber Nein! Herr Dr. Fleischmann war noch vor wenigen Jahren überzeugter Darwinist, und hat seit seiner Habilitation in Erlangen (1887) eine Reihe von Arbeiten über Entwickelungsgeschichte geschrieben, die ganz auf dem modernen Boden der Descendenz-Theorie stehen. So verfaßte er z. B. 1890 eine darwinistische Abhandlung über „Die Stammesverwandtschaft der Nager mit den Beutelthieren“, und er hielt die Ergebnisse dieser phylogenetischen Forschungen für so wichtig, daß er sie durch Herrn Waldeyer der Berliner Akademie der Wissenschaften vorlegen ließ. In den Sitzungsberichten derselben vom 20. März 1890 (S. 300) steht Herr Fleischmann ganz auf dem „Standpunkte der modernen Entwickelungs-Theorie“ und hält die Annahme, daß die Nagethiere direct von den Beutelthieren abstammen, „geradezu für unabweislich“. — „Alle Organe der Nagethiere erweisen sich bei der Betrachtung vom phylogenetischen Standpunkt direct vom Typus der Beutler ableitbar, und ohne logischen Zwang kann man an den jetzt lebenden Formen Schritt für Schritt die Stadien erkennen, die uns die Umwandlung von altvererbten Einrichtungen verständlich machen“ (S. 304). Im Anschluß daran theilt der Darwinistische Verfasser noch mit, daß er auch von der Stammesverwandtschaft der Insectenfresser und Fledermäuse mit den Beutelthieren überzeugt worden sei, und verspricht, „darüber sowie über die Phylogenie der Raubthiere späterhin Bericht zu erstatten“.

Inzwischen ist nun aber die merkwürdige Bekehrung des Verfassers zu Stande gekommen, die radicale Conversion vom crassen „Darwinistischen Unglauben“ zum frommen Glauben an die unabhängige „Erschaffung“ der einzelnen unveränderlichen Arten. Leider sagt der Verfasser nur nirgends, was er unter „Art“ versteht; nirgends ist eine scharfe Begriffs-Bestimmung der „Species immutabilis“ versucht! Dr. Fleischmann war specieller Schüler und Assistent des ausgezeichneten Zoologen

Selenka und vertrat seine Stelle in Erlangen mehrere Jahre während dessen ausgedehnten Reisen; nachdem Selenka seine Professur vor zwei Jahren niedergelegt hatte, scheint Fleischmann jetzt definitiv zu seinem Nachfolger bestimmt zu sein. Vielleicht steht die inzwischen erfolgte „Bekehrung“ damit in ursächlichem Zusammenhang? Jedenfalls würde dann der dringende, noch im Vorjahre ausgesprochene Herzenswunsch des bairischen Landtags erfüllt, daß die Naturwissenschaft endlich umkehre, und daß man als ihre Vertreter keine „Darwinisten“ mehr anstelle. Da an allen anderen Universitäten die Entwickelungslehre für Zoologie, wie für Botanik die Grundlage bildet, wird dann das rechtgläubige Erlangen um so strahlender als kindliche Vertreterin des naiven „Schöpfungs-Glaubens“ in dieser Wissenschaft glänzen, unbefleckt von skeptischer Speculation und causaler Erkenntniß.

Indessen die fundamentalen Widersprüche, welche die früheren genetischen und die jetzigen antigenetischen Ueberzeugungen von Fleischmann in seinem „Lehrbuche“ aufweisen, sind nicht die einzige Eigenthümlichkeit desselben. Ebenso einzig steht dasselbe auch in methodologischer Beziehung da. Bekanntlich sind alle Systematiker seit Linné, seit der Begründung des zoologischen und botanischen Systems, bemüht, die zahlreichen verschiedenen und doch verwandten Formen der organischen Welt in einer gewissen Reihenfolge zu ordnen. Diese Stufenfolge (— gleichviel in welcher Auffassung —) war früher fast allgemein eine absteigende; man begann mit der Beschreibung und Aufzählung der höheren Formen und stieg allmählig zu den einfacher gebauten niederen Formen herab. Die umgekehrte, aufsteigende, die einzig naturgemäße Reihenfolge wurde erst viel später versucht; sie wurde erst allgemein, seitdem die moderne Auffassung der historischen Entwickelung ihre Berechtigung und ihre Vorzüge von selbst ergab. Daher beginnt man jetzt fast allgemein mit der Darstellung der niedrigsten und einfachsten Formen, und gewinnt das natürliche Verständniß ihrer stufenweisen Ausbildung, indem man sich von ihnen zu den höheren und vollkommeneren Gruppen erhebt.

Wie verfährt in dieser Hinsicht nun Fleischmann? In der That einzig, höchst merkwürdig! In der veralteten, absteigenden Reihenfolge werden dargestellt: 1) die 16 Typen (beginnend mit den Wirbelthieren, schließend mit den Urthieren); 2) die 5 Klassen der Arthropoden (von den Insecten herab zu den Crustaceen); 3) die 6 Klassen der Echinodermen (von den Echinoideen herab zu den Blastoideen); und 4) einige kleinere Typen; ebenso ferner 5) die Ordnungen der Fische, der Arachniden, der Anneliden u. A.

Dagegen werden nach der modernen, aufsteigenden Stufenfolge geordnet folgende Gruppen: 1) die fünf Klassen der Wirbelthiere (von den Fischen aufwärts zu den Säugethieren), 2) die Ordnungen der Vögel und Säugethiere, 3) die 18 Ordnungen der Insecten, 4) die Ordnungen und kleineren Gruppen in anderen Classen. In anderen Abtheilungen wieder wird eine Reihenfolge verwendet, welche weder aufsteigend noch absteigend durchgeführt wird, so z. B. die vier Classen der Mollusken: 1) Lamellibranchier (aufsteigend), 2) Scaphopoden, 3) Cephalopoden (absteigend), 4) Gastropoden (aufsteigend).

Was wird nun durch diese beispiellose Abwechselung der aufsteigenden und absteigenden Methode der systematischen Darstellung in dem „Lehrbuche“ erreicht? Doch wohl nichts Anderes, als eine vollständige Verwirrung der Begriffe! Der unbefangene Studirende, der darin eine consequente Anordnung nach den naturgemäßen (auf dem Titel verheißenen!) „morphogenetischen Gesichtspunkten“ sucht, kann dadurch nur die Ueberzeugung gewinnen, daß es solche überhaupt nicht giebt! Ebenso wird derselbe vergebens nach klaren Uebersichten des Systems und nach bestimmten Definitionen der kleineren und größeren Gruppen suchen. Die Characteristik derselben ist höchst ungleichmäßig ausgeführt, und besonders in den niederen Thiergruppen ganz ungenügend. Und dabei hatte doch Fleischmann das vortreffliche „Zoologische Taschenbuch“ seines Lehrers und Vorgängers Selenka vor Augen, in welchem sowohl die natürliche aufsteigende Ordnung der Thier-Gruppen streng logisch durchgeführt, als auch treffliche Definitionen derselben in knapper Form gegeben sind.

Abgesehen von der ganz principlosen Anordnung (— man möchte fast sagen: absichtlichen Unordnung! —) zeichnet sich das eigenthümliche System von Fleischmann auch noch durch andere, einzig dastehende Eigenschaften aus. So werden z. B. unter den 16 Typen oder Hauptgruppen des Thierreichs, deren jede durch eine besondere „Stylistik des Körperbaues“ ausgezeichnet ist (S. 54), als „Styltypen“ aufgeführt: No. 7 *Brachiopoda*. 8. *Bryozoa*, 9. *Rotatoria*, 10. *Sipunculida*, 11. *Nematelminthes*, 12. *Nemertina*! — und jeder dieser sechs Typen (— die höchstens den Werth einer Würmer-Classe haben! —) ist als solcher coordinirt und gleichwerthig den großen Hauptgruppen der *Vertebraten* (1), der *Mollusken* (4), der *Coelenteraten* (14) und der *Protozoen* (16).

Die gleiche unlogische Anordnung — oder verwirrende Unordnung — wie im zweiten, speciellen Theile (361 Seiten), herrscht auch im ersten, allgemeinen Theile (191 Seiten). Da werden

bunt durch einander die verschiedensten Dinge besprochen, oft in einem schwülstigen, höchst geschraubten Style, der an die „Gelehrsamkeit“ in den Klosterschulen des Mittelalters erinnert. Viele wichtige Fragen der allgemeinen Morphologie und Physiologie werden überhaupt nicht berührt; sehr breiter Behandlung und glänzender Illustration erfreuen sich dagegen viele einzelne Theile aus der speciellen Anatomie und Histologie der Wirbelthiere — Detail-Objecte, die überhaupt in ein derartiges Lehrbuch nicht gehören.

Nicht minder befremdend sind die historischen Betrachtungen, welche in bunter Unordnung in den zwölf Capiteln des allgemeinen Theils zerstreut sind. In ungebührlicher Breite werden die älteren Autoren und besonders (auf 27 Seiten!) „die Leistungen der alten Anatomen im 16.—18. Jahrhundert“ behandelt. Dagegen von den großartigen Fortschritten der Zoologie in unserem Jahrhundert, von der fruchtbaren Arbeitstheilung ihrer zahlreichen wichtigen Zweige, von der gewaltigen Entwickelung der morphologischen und physiologischen Disciplinen in den letzten dreißig Jahren — erfährt der Leser Wenig oder Nichts. Mit Spannung wird derselbe das letzte Capitel des allgemeinen Theils erwarten, betitelt: Der moderne Zustand (S. 187—191); und Was findet er? Confuse allgemeine Betrachtungen über das Linné'sche System und seine „morphologische Characteristik“! Zwölf Mal wird auf diesen vier mageren Seiten der Name Linné genannt, und außerdem kein einziger anderer Name; — nur von Cuvier wird gelegentlich erwähnt, daß er die Petrefacten als Reste ausgestorbener Thier-Arten gedeutet habe. Mit Linné (gest. 1778, also vor 120 Jahren! —) beschließt Herr Fleischmann den „modernen Zustand“ der Zoologie — im Jahre des Heils 1898, das auf dem Titel steht! —; die gewaltigen Veränderungen unserer Wissenschaft im neunzehnten Jahrhundert, die völlige Umgestaltung des zoologischen Systems durch Cuvier und Baer, Leuckart und Siebold, Johannes Müller und Gegenbaur — die unzähligen Entdeckungen im Gebiete der Ontogenie und Anatomie niederer Thiere u. s. w. — Alles das existirt für Herrn Fleischmann nicht, oder wird doch so gering geschätzt, daß es in der Schilderung des „modernen Zustandes“ nicht erwähnt zu werden braucht! Von dem ungeheuren Einflusse aber, den in unserer „modernen Zoologie“ die Lehren von Lamarck und Darwin ausgeübt haben, ist dort überhaupt nicht die Rede!

Doch nein! Nachdem Fleischmann den zweiten, speciellen Theil seines Lehrbuchs beendet, ist es ihm klar geworden, daß er

nicht ganz stillschweigend über diese „phantastischen Irrlehren“ hinweggehen kann, die mehr als alles Andere den „modernen Zustand“ der Zoologie characterisiren; so läßt er denn am Schlusse jenes merkwürdige Capitel über „die Stammesgeschichte der Thierwelt“ folgen (S. 362—389). Da erfahren wir denn zu unserer Beruhigung, daß es eine solche Stammesgeschichte in wissenschaftlichem Sinne gar nicht giebt, und daß der „phantastische Descendenz-Roman aller thatsächlichen Grundlagen entbehrt“ (S. 387).

Doch wir wollen gegen FLEISCHMANN's Lehrbuch der Zoologie nicht ungerecht sein. Die Verlagshandlung hat es glänzend ausgestattet, Druck und Papier sind eines besseren Textes werth! Auch unter den Abbildungen befinden sich viele gute und manche neue; doch ist auch ihre Auswahl höchst ungleich. Die 3 Farbendruck-Tafeln (Schädel von einem Lachs, einer Eidechse und einem Crocodil!) nehmen sich seltsam in einem Lehrbuche aus, in welchem viele wichtige Form-Verhältnisse — besonders bei niederen Thieren — überhaupt nicht illustrirt sind.

Wir würden es nicht für nöthig gehalten haben, diesem „modernen“ Lehrbuche der Zoologie hier eine eingehende Kritik zu widmen, wenn nicht die glänzende Ausstattung und Anpreisung desselben die Gefahr einer unverdienten Anerkennung und Verbreitung nahe legte. Unter den zoologischen Fachgenossen wird es diese wohl nicht finden; zumal wir gegenwärtig in Deutschland eine große Zahl von guten Lehrbüchern besitzen. Wohl aber ist zu befürchten, daß die „angehenden Jünger der Wissenschaft“ und besonders die Studirenden der Medicin, für die es vorzugsweise bestimmt sein soll, dadurch von vornherein eine völlig falsche Ansicht von unserer Wissenschaft und ihren Zielen erhalten werden. Eine andere Gefahr liegt darin, daß alle Gegner unserer modernen Entwickelungslehre — vor Allen die orthodoxen Theologen und die teleologischen Philosophen — das Lehrbuch von FLEISCHMANN als eine „gründliche Widerlegung der DARWINschen Irrlehren“ begrüßen werden. Unserer Wissenschaft selbst kann dieser Zwischenfall gleichgültig sein. Denn wie in dem ablaufenden neunzehnten, so wird auch in dem kommenden zwanzigsten Jahrhundert die Zoologie ihren aufsteigenden Entwickelungsgang siegreich fortsetzen, unbekümmert um die Hindernisse, welche derartige absteigende „Lehrbücher“ ihr in den Weg legen.

Jena, 10. December 1897.

Weitere Beiträge zur Spermatogenese beim Menschen.

(8. Beitrag zur Spermatologie.)

Von

Karl v. Bardeleben.

Mit Tafel XVIII—XX und 5 Abbildungen im Text.

Eine im Juli d. J. zum Druck gegebene Arbeit „Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menschen (7. Beitrag zur Spermatologie)"[1]) war aus äußeren Gründen an einen bestimmten Termin und Umfang gebunden. Vor allem bezog sich letzteres auf die Zahl der Tafeln, welche nicht vermehrt werden sollte, wobei dieselben dann allerdings schon etwas mit Abbildungen überlastet werden mußten. Ich habe deshalb einige mir wichtig und interessant erscheinende Zeichnungen, betreffend die Umwandlung der Spermatiden in Spermatosomen, dort in Autotypie wiedergeben lassen. Da verschiedene Einzelheiten dort nicht genügend deutlich zu erkennen sind, habe ich diese Zeichnungen jetzt lithographieren lassen (Taf. XIX).

Ferner schien es mir nützlich, von den verschiedenen, geradezu schlagenden Bildern, welche ich bei weiterem Suchen nach unzweifelhaften Beweisen für die Durchwanderung der „Zwischenzellen" durch die Wandung der Samenkanälchen zu Gesicht be-

---

1) Inzwischen erschienen: Archiv f. Anat. und Phys., Anat. Abt., 1897 (Suppl., Festschrift für W. His), S. 193—234, 2 Taf. und 6 Abbild. im Texte (Oktober).

kommen hatte, noch eines wiederzugeben, einige andere wenigstens zu beschreiben, event. spätere Reproduktion mir vorbehaltend.

Drittens sollen hier unter Berücksichtigung der zum Teil erst nach Abschluß meiner vorigen Arbeit veröffentlichten Befunde anderer Autoren die Uebergangsstadien von der kugeligen Spermatide in die langgestreckte Form der Spermatosomen sowie das Schicksal der einzelnen Teile der Spermatide für den Menschen zusammenfassend dargestellt werden. Es soll dabei festgestellt werden, was durch übereinstimmende Beobachtungen (und Deutungen derselben) seitens anderer Forscher bei Tieren und eigener beim Menschen nunmehr gesicherter Besitz der Wissenschaft geworden zu sein scheint — und was weiterer Untersuchung vorbehalten bleibt.

Schließlich ist es meine Absicht, weitere Mitteilungen über die von mir gefundene „Nebenform" der Spermatosomen zu machen und einige neue Abbildungen derselben zu geben.

Alle Befunde beziehen sich auf den Menschen, aber auch andere Säuger (Igel, Stier, Meerschweinchen, Monotremen, Beuteltiere) sind berücksichtigt worden.

Wegen des Materials und seiner Bearbeitung, Untersuchungsmethode, Vergrößerungen u. dgl. verweise ich auf den anfangs citierten Aufsatz. Die Zeichnungen habe ich diesmal zum größten Teile selbst angefertigt, nur einige auf Taf. XVIII stammen von der Hand des Lithographen Giltsch.

I. Weitere Beweise für die Durchwanderung der „Zwischenzellen".

Daß Krystalle und Partikel solcher, daß ferner Pigment und Fett in den Zellen im Innern der Samenkanälchen sich, oft in großen Mengen, finden, ist von allen Beobachtern der letzten Jahre (Reinke, Plato, Lubarsch, v. Lenhossék, Verf.) übereinstimmend angegeben worden. Ein Zweifel hieran ist ausgeschlossen. Ferner steht fest, daß die Zwischenzellen Krystalle, event. Pigment oder Fett enthalten. Daß Krystalle und deren Partikel oder Trümmer — mögen sie vom Blute stammen oder nicht — auf keinen Fall von den oder innerhalb der in den Kanälchen befindlichen Zellen gebildet werden, dürfte wohl auch allgemein feststehen. Es kommt also darauf an, nachzuweisen: wie kommen die Gebilde von außen nach innen? Gehen sie, wie Plato meint, gewissermaßen selb-

ständig, durch den Lymphstrom oder dergl. dazu getrieben, durch präformierte Lücken der Wandung ins Innere — oder gelangen sie mit und in den Zwischenzellen durch die Wand in das Lumen, um sich dann weiter an die anderen Zellen zu verteilen?

Es liegt auf der Hand, daß, falls besondere Lücken in der Wand vorhanden sind, in diesen und dann in der Nähe derselben die Krystalle und Pigmentkörper besonders zahlreich anzutreffen sein müssen — ferner daß bei gleichzeitigem Auftreten der Partikel an mehreren Stellen — oder einige Zeit nach demselben — eine mehr wenige diffuse Verbreitung von Krystallen oder Pigment sich zeigen müßte. Nach dieser Richtung hin konnten meine Figg. 1 u. 2, Taf. IX der letzten Arbeit (Archiv, 1897, Suppl.) gedeutet werden — abgesehen allerdings von dem Vorhandensein bereits „infiltrierter" Zellen zwischen der Intima und den übrigen Schichten der Wand (Fig. 2).

Wenn aber die zweite — von mir vertretene — Auffassung richtig ist, dann mußte man erstens ganze Zellen antreffen, welche durchwandern, zweitens aber einzelne, eben durchgewanderte Zellen welche mit Krystallen beladen sind — daneben andere, welche keine solche oder keine mehr führen. Ich habe nun derartige Bilder, d. h. Querschnitte vom Samenkanälchen, in denen nur zwei oder drei Zellen mit Krystallen beladen sind, während alle anderen — Sertoli'sche und „Spermazellen" — leer sind, solche Bilder habe ich bei dem letzten jungen (23-jährigen) Enthaupteten (Vo . . .) bei verschiedener Behandlung des Materials wiederholt angetroffen. Von Wichtigkeit scheint mir, daß an den Stellen, wo Zellen mit Krystall-Partikeln liegen, eine Ruhe- oder Erschöpfungspause in der Spermatogenese — die also auch beim Menschen vorkäme — eingetreten ist. Alles deutet darauf hin, daß neues Ernährungsmaterial herbeigeschafft wird, um den alten Turnus der Entwickelung mit frischen Kräften oder richtiger neuem Stoff zu beginnen.

In der Nähe solcher Durchtrittsstellen sieht man in dem Zwischengewebe „leere Nester", d. h. Stellen, an welchen Zellen gelegen haben müssen — wahrscheinlich doch wohl diejenigen, welche man auf der anderen Seite der Kanalwand angelangt sieht.

Die Hämoglobinkrystalle — um solche handelt es sich m. E. nach allem, was Reinke, Lubarsch und ich (vergl. „7. Beitrag") eruiert haben — sind in den „Zwischenzellen" stets nur in kleinerer Menge, dafür aber in großen, meist regelmäßig

und vollständig entwickelten Exemplaren vorhanden. In den Sertoli's sind sie in eine große Menge, 100 und mehr, Partikel zerfallen, welche erstens sehr viel kleiner, zweitens unregelmäßiger geformt sind, als dort. Es kann sich nach alledem nur um eine Fraktionierung, Zertrümmerung und beginnende Auflösung der Krystalle handeln. Bei weiterem Fortschreiten des Prozesses werden nämlich die Partikel ovoid, dann kugelig — schließlich verschwinden sie ganz.

Die mit Krystallpartikeln strotzend beladenen SERTOLI'schen Zellen des Menschen unterscheiden sich von den mit langen, nadelförmigen, besser: dünnen Holzstangen ähnlichen Krystallen — oft ganz dicht gedrängt — beladenen Zellen am Rande des Kanälchens bei Phascolarctos, auf welche ich im vorigen Jahre[1]) aufmerksam machte und die mir damals vollständig rätselhaft erschienen. Bei diesem Beuteltiere lagen diese Krystall-Sertoli's — sit venia verbo! — regelmäßig mit den Spermatogonien alternirend — an der Innenseite der Kanalwand, sodann weiter nach innen, nach dem freien Lumen zu. Je weiter nach innen, desto mehr erscheinen auch hier die Krystalle zerbrochen und in Auflösung begriffen. Durch die Vergleichung der Befunde beim Menschen und bei Phascolarctos — jeder für sich bisher unverständlich — wird jetzt ein Verständnis angebahnt und eine richtige Deutung ermöglicht.

Nicht alle Zwischenzellen sind (beim Menschen) mit Krystallen versehen, weder bei demselben Individuum, noch wenn wir die Befunde bei verschiedenen Individuen vergleichen — und nicht alle Sertoli's haben Krystalle — ebensowenig wie alle gerade ganz oder teilweise in der Wand steckenden Zellen.

Vielleicht findet eine Auflösung von Krystallen aber bei vielen schon außerhalb der Kanäle statt — vielleicht ist die in der Nähe des Kerns der Zwischenzellen auftretende, zuerst von v. LENHOSSÉK beschriebene Granulierung des Protoplasmas oder aber auch die von mir früher angegebene Vakuolisierung desselben von Bedeutung?

Unsere Methoden und Instrumente reichen noch nicht aus, die Frage zu entscheiden, ob dort (Granulierung) vielleicht ganz fein verteilter Krystallstaub vorliegt, kurz vor seiner Auflösung, seinem

---

1) Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft, 10. Versammlung Berlin 1896, S. 38—43, 4 Fig.

physikalischen und optischen, aber nicht chemischen Verschwinden — während hier (Vakuolisierung) der Auflösungsprozeß — eingetreten ist.

II. Die Umwandlung der Spermatiden in die „Spermatosomen“.

Ich werde von jetzt an, mit der Bitte, dies allgemein zu thun. nur die in den Hodenkanälchen befindlichen, unreifen Samenkörper „Spermatosomen“ nennen, während ich für die reifen Formen im Nebenhoden, Vas deferens, Samenbläschen, Ejakulat etc. die Bezeichnung „Spermatozoen“ oder besser „Spermien“ reservieren möchte (vergl. unten).

a) Befunde anderer Forscher bei Tieren.

Bereits 1874 hat Freiherr VON LA VALETTE ST. GEORGE [1]) das Mittelstück und den „Faden“ bei Wirbellosen mit Bestimmtheit, für Wirbeltiere vermutungsweise von dem 1867 von ihm entdeckten Nebenkörper (Nebenkern) abgeleitet.

1880 machte W. FLEMMING [2]) auf ein „Knötchen“ hinter dem Mittelstück der Spermatosomen des Salamanders aufmerksam, s. l. c. Taf. IX, Fig. 55, Spermatozoon a, „k“ — Erklärung S. 259. Im Text S. 244 äußert sich der genannte Forscher: „auf das Mittelstück folgt gegen den Schwanz zu zunächst eine Verdünnung, dann ein kleines, meist rauh konturiertes Knötchen, das direkt in den Schwanzfaden übergeht.“ Das hier von FLEMMING gesehene Gebilde dürfte wohl dem einen Centrosoma oder einem Derivate desselben entsprechen (s. unten).

Während FLEMMING 1880 nicht den ganzen Kern, sondern nur das Chromatin zum Kopf werden ließ, sagt er 8 Jahre später [3]): „auch die nicht chromatische Substanz des Kerngerüstes

1) Freiherr VON LA VALETTE ST. GEORGE, Ueber die Genese der Samenkörper, Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 10, 1874, S. 495—504, 1 Taf.

2) WALTHER FLEMMING, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Teil II. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 18, 1880, S. 151—259, 3 Taf. Hier nur: Abschnitt 3. Ueber die Entwickelung der Samenfäden bei Salamandra, S. 233—250, Taf. IX (3).

3) Derselbe, Weitere Beobachtungen über die Entwickelung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa, Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 31, 1888, S. 71—97, 1 Taf.

wird jedenfalls zum Teil mit zum Aufbau des Kopfes verwendet. Ob zum Teil oder ganz ist schwer zu entscheiden". Die Hülle oder Scheide des Kopfes sei die Kernmembran, zwischen dieser und dem Kopfe liegt eine helle Substanz, von der Verf. es zweifelhaft läßt, ob es sich um den Kernsaft oder auch um achromatische Substanz handle. 1888 macht Flemming ferner Angaben über die Bildung des Mittelstücks und des Schwanzfadens (Achsenfaden, B.) die Anlage des Mittelstücks ist ein 1,3 μ großes, winziges, abgeplattetes Körperchen, das deutlich chromatisch ist und der Kernmembran dicht anliegt. Später werden daraus zwei, ein vorderes scheibenähnliches und ein hinteres schüsselähnliches, von etwas über 2 μ Größe. Die Anlage des Schwanzfadens geht durch die Mitte des Schüsselchens. Flemming statuiert zwei Möglichkeiten für die Entstehung des Mittelstücks: a) von der geformten Innensubstanz des Kerns aus; b) von einer lokalen Verdickung der Kernmembran aus. Ersteres sei wahrscheinlicher. In einem Nachtrag erklärt Verf. mit Hinsicht auf v. la Valette's Arbeit über Forficula (s. unten), daß er die Entstehung des Mittelstücks und Schwanzfadens aus dem Nebenkern nicht bestreiten wolle, aber er habe bei Salamandra den wohl sehr kleinen „Nebenkern" noch nicht gesehen.

1887 bestätigte Freiherr v. la Valette St. George [1]) seine früheren Angaben über die Bildung des „oberen Teiles des Fadens" an dem Nebenkern beim Ohrwurm.

Um nicht zu ausführlich zu werden, verweise ich für andere vor 1887 erschienene, die Frage der Umwandlung der Spermatiden also der letzten zelligen Teilungsprodukte der Samenzellen, in die Spermatosomen, d. h. zunächst unreife, dann reife „Spermatozoen" (Samenkörper, Samenfäden, Spermien) behandelnden Arbeiten auf Waldeyer's Referat auf der ersten Versammlung der Anatomischen Gesellschaft (Leipzig 1887) [2]). Unser Altmeister A. v. Koelliker war damals und ist im wesentlichen wohl noch bis vor kurzem der Ansicht gewesen, daß die Spermatozoen in allen ihren Teilen reine Kerngebilde seien (vergl. u. Georg Niessing). — Andere, wie Henle, A. v. Brunn, M. Nussbaum, Brissaud, Helman Sertoli, Merkel, leiten den Kopf vom Kern, den „Faden" im

---

1) Frhr. v. la Valette St. George, Zellteilung und Samenbildung bei Forficula auricularia. Mit 2 Tafeln. S.-A. aus Festschrift für A. v. Koelliker, Leipzig, Engelmann, 1887. 120 SS.

2) Anatomischer Anzeiger, Jahrg. 2, 1887, S. 345—368.

engeren Sinne[1]) („Schwanzfaden“, „Achsenfaden“, „Schwanz“, nicht immer identisch!) vom Protoplasma der Spermatide ab. (Litteraturnachweise s. bei WALDEYER.)

Die Ansicht, welche den Kern ganz unbeteiligt an der Bildung des Spermatosoma sein läßt, soll hier nur der Vollständigkeit wegen erwähnt werden, da sie wohl nur noch historisches Interesse haben dürfte.

Gehen wir etwas näher auf die seit WALDEYER's Referat erschienenen Arbeiten ein (FLEMMING's Aufsatz von 1888 ist oben im Anschluß an den von 1880 schon erwähnt).

Hier ist zunächst CARL BENDA[2]) zu nennen, welcher sich 1887 auf Säugetiermaterial (Ratte, Maus, Brandmaus, Meerschweinchen, Kaninchen, Stier, Widder, Eber, Hund, Kater) in seiner an WALDEYER's Referat sich anschließenden Mitteilung[3]) auch auf Befunde an einem kastrierten menschlichen Hoden stützt. Bei einigen Species (bes. Maus, Kaninchen) repräsentiert ein unregelmäßiges Chromatinkorn des Spermatidenkerns das Kernkörperchen, ein ähnliches Gebilde liegt bei Kater und Eber „in der Wand selbst“. Am vorderen Pol der Chromatinkapsel findet BENDA bei den meisten Species ein Körperchen = MERKEL's Spitzenknopf. Beim Meerschweinchen findet BENDA keinen Spitzenknopf, statt dessen eine Kopf- oder Spitzenkappe. Am hinteren Pol des Kernbläschens liegt bisweilen ein „Chromatinknöpfchen“, der „Schwanzknopf“. Ob die Kernmembran vorn zerreißt oder geschlossen bleibt, wurde nicht entschieden. Beim Stier sieht man vorn am Kern einen Protoplasmazipfel. Am hinteren Ende ent-

---

1) Ich benutze diese Gelegenheit, um nochmals die Herren Kollegen zu bitten, den Ausdruck „Samenfaden“ für das ganze Spermatozoon oder Spermatosoma (Spermie, Spermatozoid, Samenkörper) aufzugeben, da er — oft selbst innerhalb ein und derselben Arbeit — in verschiedener Bedeutung (mal gleich dem ganzen, mal gleich Schwanz, oder Achsenfaden, oder Mittelstück, Schwanz etc.) gebraucht, nur zu Mißverständnissen und Verwirrung Anlaß giebt. Vergl. WALDEYER's Referat S. 364, Z. 1 und Z. 8 von oben.

2) CARL BENDA, Untersuchungen über den Bau des funktionierenden Samenkanälchens einiger Säugetiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbeltierklasse. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 30, 1887, S. 49—110, 3 Taf.

3) Derselbe, Zur Spermatogenese und Hodenstruktur der Wirbeltiere. Verhandl. der Anat. Ges., 1. Versammlung Leipzig, Anat. Anz., Jahrg. 2, 1887, S. 368—370.

steht (beim Kaninchen) die anfangs kegel-, dann scheidenförmige „Schwanzkappe“ (Röhre, Blase). „Von der Spitze des Kegels ragt anfänglich der Schwanzknopf, später ein deutliches Fädchen in den von der Schwanzkappe umgrenzten Hof hinein.“ Später durchbohrt der Schwanz die Kappe und erstreckt sich frei in den Zellleib oder über diesen hinaus. Schließlich werden Kopf und Schwanz „frei von zelligen Hüllen“. — In Benda's „Resumé“ heißt Satz 8: „Die Umwandlung der Samenzellen besteht in der Umwandlung des Kernes in die verschiedenen Organe des Spermatozoons unter Auflösung des Zellleibes.“ (Auf die „Kopulations“-Hypothese soll hier nicht eingegangen werden.)

Eine ganz andere Auffassung vertritt die wohl unter Koelliker's Einfluß entstandene Arbeit von Georg Niessing [1]) 1888 (Material: Stier, Kalb, Schwein, Ratte, Meerschweinchen, Kater). G. Niessing erkennt nur eine Art von Zellen in den Kanälen geschlechtsreifer Säuger an. Aus dem Chromatin des Kernes entstehe ein feines Fädchen: der Achsenfaden, aus dem achromatischen Cylinder der Spiralfaden des Mittelstücks. „Das ganze Spermatozoid wird nur aus dem Kerne und zwar aus dem ganzen Kern gebildet.“ Der Kern trennt sich dabei vom Zellleibe. Diese letzteren bilden die Protoplasmamassen.

Aehnlich wie G. Niessing hatte sich schon einige Jahre früher Carl Fürst [2]) dahin geäußert, daß das Samenkörperchen einfach der veränderte Kern der Samentochterzelle sei und von dem ganzen Kern gebildet werde. 1887 modifizierte Fürst [3]) auf Grund von Untersuchungen an Beuteltieren (Metachirus, Phascogale) seine Auffassung dahin, daß nicht einmal der ganze Kern in die Bildung des Spermatosoma eingehe, sondern daß vorher „Polkörperchen“, und zwar am Schwanzpole, ausgestoßen werden. Der Achsenfaden entstehe aus dem Kopfchromatin, die Zellsubstanz

1) Georg Niessing, Untersuchungen über die Entwickelung und den feinsten Bau der Samenfäden einiger Säugetiere. (Von der mediz. Fakultät der Universität Würzburg gekrönte Preisschrift.) Verhandl. der Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 22, No. 2, 29 SS., 2 Taf., 1888. (Würzburg, Stahel.)

2) Carl M. Fürst, Bidrag till kännedomen om sädeskropparnas struktur och utweckling. Nord. Med. Arkiv, Bd. 19, No. 1, 1887, 4 Taf. (im Original steht irrtümlich „2“ statt „4“), S. 1—51.

3) Derselbe, Ueber die Entwickelung der Samenkörperchen bei den Beuteltieren. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 30, 1887, S. 336—365, 3 Taf.

der Spermatide werde abgestoßen und aus dem Samenkanälchen weggeführt.

F. HERMANN[1]) wendet sich 1889 gegen FLEMMING (s. o.). Er leitet (beim Salamander) das Mittelstück vom Nebenkörper ab, es entstehe also extranukleär. Den Nebenkörper trennt HERMANN in einen farblosen ovalen und einen chromatischen Anteil, welch letzterer wieder in ein rundes, bei Safraninfärbung leuchtend rotes Knöpfchen und einen dunkelviolett tingierten Ring zerfällt. Das rote Knöpfchen wandert in den Kern hinein, Ring und farblose Kugel bleiben im Zellleibe. Die Kernmembran liegt dann zwischen Knöpfchen und Ring. Der rote Knopf ist Anlage des Mittelstücks, die farblose Kugel geht zu Grunde (?), der Ring soll zum Spiralfaden oder Spiralsaum des Schwanzes werden. Das farblose Körperchen erinnert an ein Centrosom. — Bei der Maus findet HERMANN folgendes. Das Kernkörperchen teilt sich. Der Spitzenknopf ist eine halbmondförmige Protoplasma-Einlagerung, der Schwanzknopf ist gleich dem Endknopf des Achsenfadens oder dem gefärbten Teile des Nebenkerns. Der Achsenfaden wächst aus dem färbbaren, in den Kern eindringenden Bestandteil des Nebenkerns aus, nicht aus dem Kern selbst.

Schon bei Beginn seiner Untersuchungen und später zu wiederholten Malen hat Freiherr v. LA VALETTE ST. GEORGE seiner Auffassung, daß der Samenkörper einer ganzen Zelle seinen Ursprung verdanke, einer ganzen Zelle und damit der Eizelle entspreche, unumwundenen Ausdruck gegeben, zuerst 1865, gleichzeitig mit SCHWEIGGER-SEIDEL, dann wieder 1874, 1876.

Diese Auffassung ist dann im Laufe der folgenden Jahre mehr und mehr in den Hintergrund gedrängt worden, sei es auf Grund positiver, teils aber wohl auch negativer Beobachtungen oder Beobachtungslücken, zum Teil wohl unter dem bewußten oder unbewußten Einflusse der Lehre, daß die befruchtenden Substanzen sich ausschließlich im Kern der Samenzelle befinden.

Ich bin, soweit ich sehe, 1891[2]) wieder der Erste gewesen, welcher — auf Grund von Beobachtungen an lebendem Sperma von Säugetieren (Hund, Katze, Meerschweinchen, Kaninchen, Widder

---

1) F. HERMANN, Beiträge zur Histologie des Hodens. Ebenda, Bd. 34, 1889, S. 58—106, 2 Taf.

2) KARL BARDELEBEN, Ueber den feineren Bau der menschlichen Spermatozoen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. 5. Vers. (München, Mai 1891), S. 157—164, 4 Abb. Diskussion KRAUSE, BARDELEBEN, BENDA, v. KOELLIKER, WALDEYER, NUSSBAUM.

etc.) und vom Menschen, sowie gestützt auf die Untersuchung an Schnitten von frisch fixiertem menschlichen Material — die Zellen-Natur des Samenkörpers[1]) von neuem behauptet hat. Ich äußerte in meinem Vortrage auf der Münchener Anatomen-Versammlung (l. c. S. 164): „Nach dem oben Mitgeteilten und nach dem, was meine Untersuchungen über die Spermatogenese ergeben, muß ich das Spermatozoon als eine wirkliche Zelle bezeichnen, die dem Ei nicht nur gleich steht, sondern vor ihm noch die aktive Ortsbewegung voraushat.“ In der darauf folgenden Diskussion hatte A. v. Koelliker seinen abweichenden Standpunkt geltend gemacht, darauf wies Waldeyer „auf die Wichtigkeit hin, welche die Anwesenheit von Protoplasma an reifen Spermatozoen für die Befruchtungs- und Vererbungslehre haben muß“ — worauf ich nochmals meine Ansicht vertrat, daß, „wie aus dem Mitgeteilten hervorgeht, das Spermatozoon als wahre Zelle zu betrachten ist“[2]). Schon im Mai 1891 in München, sodann im September desselben Jahres in Halle (Naturforscher-Versammlung) und November 1891 in Jena (Mediz.-naturwiss. Gesellsch.) habe ich, unter Vorlegung von Zeichnungen und Präparaten, diese meine Ansicht weiter zu stützen und zu begründen gesucht, wobei mir im einzelnen, wie ich nach jahrelangen Studien erkannt, eine Reihe von Irrtümern untergelaufen sind. Wie ich vor einigen Monaten (Juli 1897) erklärt habe, stehe ich noch immer auf dem Boden der Auffassung, daß das Spermatosoma und das Spermatozoon oder die Spermie — abgesehen von kleinen Partikeln, die am vorderen Ende des Kopfes abgestoßen werden, und von Protoplasmafetzen, welche vielleicht am hinteren Ende verloren gehen, ferner abgesehen von der wahrscheinlich ihm fremden, von den Sertoli's herrührenden „Protoplasmaresten“ am hinteren Ende des Kopfes („Hals“), die aber meistens oder bei längerer Lebensdauer der Spermie wohl stets wieder verschwinden — in allen seinen Teilen einer Spermatide, also einer ganzen, echten Zelle entspricht — und umgekehrt, daß die Spermatide mit allen ihren Bestandteilen in das Spermato-

1) Ich habe bereits damals, wie neuerdings (1897, Archiv) angegeben, daß am vorderen Ende des Kopfes bei der Reifung Teilchen abgestoßen werden. Ich hielt sie damals für „Polkörperchen“ (Hertwig), jetzt vermute ich, daß es sich um Kernkörperchen handelt. Vielleicht handelt es sich aber um noch etwas anderes?

2) Die hier gesperrten Worte sind dies auch im Original.

soma übergeht, wie ich dies im einzelnen in der neulich [2]) gegebenen Tabelle ausgeführt habe.

In derselben Mitteilung habe ich (S. 159) angegeben, daß man in dem auf den Kopf folgenden ganz kurzen, hellen Halse „öfter ein rundes Körperchen“ sehe. In der Skizze l. c. (S. 160) jener Mitteilung habe ich den Endknopf des Centralfadens, nebst diesem Faden selber, innerhalb des Kopfes liegend, abgebildet. Die Figg. 1c und 2d dort zeigen ferner Persistieren, 2d sogar sehr starke Entwickelung des embryonalen Spießes (s. u.).

Im Dezember 1891 vertrat auch C. Benda [1]) in einem Vortrage vor der Physiolog. Gesellschaft zu Berlin, „entgegen seinen früheren Anschauungen die Ansicht, daß das Spermatozoon eine vollständige allerdings reduzierte Zelle darstellt, deren Kern in Kopf, deren Archiplasma im Spitzenknopf und Kopfkappe enthalten ist“. In der Beurteilung der Beziehungen der Geißel zu dem chromatoiden Nebenkörper schließt sich Benda den Beobachtungen Hermann's (s. o.) an, läßt aber die Frage nach der Abstammung des chromatoiden Nebenkörpers noch offen. „Die Beobachtungen über die Entstehung des Spitzenknopfes, deren Zulänglichkeit an vorläufigen Präparaten auch für andere Wirbeltierklassen (Vögel, Reptilien, Amphibien) bereits festgestellt wurde, eröffnen die Aussicht, in ihm die Anlage der nach den Beobachtungen van Beneden's, Boveri's, Fol's bei der Befruchtung in Thätigkeit tretenden Attraktionssphäre aufgefunden zu sehen.“

1892 kam Benda [2]) für Säuger zu folgenden Ergebnissen: Das Archiplasma der Spermatide sondert sich in zwei Bestandteile. Der eine, blasser und homogen färbbare verfällt dem (von Hermann beschriebenem) Schicksal, mit dem Zellleib der Spermatide zu Grunde zu gehen. Der andere beteiligt sich beim Aufbau des Spermatozoons. Er erscheint zuerst als eine zartrandige Vakuole,

1) Archiv für Anatomie, 1897, Suppl., S. 232.

2) C. Benda, Neue Mitteilungen über die Entwickelung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen (Histiogenese der Spermatozoen). Verhandlungen der Physiol. Gesellschaft zu Berlin (Sitzung 11. Dez. 1891), Jahrg. 1891/92, No. 4 und 5. 18. Dez. 1891. (Als Manuskript gedruckt für die Mitglieder der Physiol. Gesellschaft zu Berlin; abgedruckt im Arch. für Physiol., Physiol. Abt. Jahrg. 1891.)

3) C. Benda, Ueber die Histiognese des Sauropsidenspermatozoons. Verhandlungen der Anatom. Gesellschaft a. d. 6. Versammlg. Wien, Juni 1892, S. 195—199.

die einen bei vielen Säugern kornartigen, beim Meerschweinchen einen fast die ganze Vakuole erfüllenden, stark färbbaren Körper enthält. Er stellt sich an den proximalen Pol des Spermatidenkerns und wandelt sich in die Kopfkappe, das Korn in den Spitzenknopf des Spermatozoons um. — Das von Hermann entdeckte, von Benda als „chromatoider Körper" bezeichnete Gebilde hat auch bei Säugetieren (inklusive Mensch) zwei Bestandteile, einen größeren, bei vielen Species (auch Mensch) ringförmigen, der „nur zum Spiralfaden des Verbindungsstückes in Beziehung steht, während der andere Teil des Nebenkörpers zum Endknopf des Achsenfadens zu werden scheint".

Bei Sauropsiden (bes. Sperling) ist auffallend eine scharfe, kugelige Begrenzung des Archiplasmas, welche Benda mit der Vakuolisation desselben bei Säugetieren vergleicht. Die Archiplasmakugel legt sich einer kleinen Delle des Kernes ein, später erreicht jene die Größe des Kernes, beide sind als zwei Halbkugeln aneinander gelagert[1]).

In diesem Stadium bemerkt Benda zuerst den „chromatoiden Nebenkörper" als ein „extrem kleines (bei Behandlung mit Safranin und Lichtgrün F. S. oder Säureviolett), rot gefärbtes Pünktchen, das in der Gegend der Grenze von Kern und Archiplasma im Zellprotoplasma von einem kleinen hellen Hofe umgeben erscheint". Später tritt die archiplasmatische Halbkugel an den vorderen, der chromatische Nebenkörper an den hinteren Pol. Gleichzeitig erscheint — sehr plötzlich — an dem Archiplasma ein neues Gebilde, in Gestalt eines stark färbbaren Korns in dessen Mitte — das v. Brunn für den Nucleolus hielt. Benda glaubt es mit dem Spitzenknopf der Säuger vergleichen zu dürfen. — Das Archiplasma wird dann elliptisch, das Korn legt sich seiner Wandung an; das Chromatin verkleinert sich, am distalen Pol erscheint der Geißelfaden. Seitlich von dessen Ansatz ist die Hauptmasse des chromatoiden Nebenkörpers, als kurzes Stäbchen, gelagert. Ein Endknopf der Geißel ist nicht zu erkennen. Von der distalen Spitze des Nebenkörperstäbchens beginnt ein Spiralfaden auszuwachsen. Benda sieht demzufolge das Vorderstück des Sperlingspermatozoons als Abkömmling des Archoplasma an und vergleicht es dem Spitzenknopf und der Kopfkappe des Säugetierspermatozoons.

---

1) Ich habe solche Bilder auch beim Menschen gesehen und auf der 10. Versammlung der Anatom. Gesellschaft in Berlin 1896 gezeigt.

Im folgenden Jahre (1893) kommt BENDA[1]) auf Grund von Beobachtungen der Zellteilungen im Salamanderhoden zu der Anschauung, daß das Zwischenkörperchen ein Centrosom sei und daß die Rückbildung der Spindel in genau umgekehrter Weise vor sich gehe, wie ihre Bildung. BENDA vermutet, daß das doppelte Centrosoma der ruhenden Kerne den Rest der vergangenen Teilung, nämlich ein Centrosom und ein halbes Zwischenkörperchen darstelle. Der „Nebenkörper" HERMANN's würde sich dann als Centrosom und Zwischenkörperchen erklären lassen. B. bemerkt ausdrücklich, daß für diese Anschauungen damals noch keine genügenden Beobachtungen vorlagen.

Bei Behandlung reifer Spermatozoen des Axolotl mit WEIGERT'schem Eisenhämatoxylin (M. HEIDENHAIN)' sah R. FICK[2]) 1892 bez. 1893 das ganze Verbindungs-(Mittel-)Stück, und zwar nur dieses, sich schwarz färben. „Diese Reaktion weist, wenn wir überhaupt im Samenfaden eine Attraktionssphäre und Centrosoma vorgebildet vermuten, entschieden auf das Verbindungsstück hin." Das Verhalten des Samenfadens im Ei erhob diese Vermutung zur vollen Gewißheit. Bei menschlichen Spermatozoen erhielt FICK nach Anwendung derselben Methode Schwarzfärbung des hintersten Kopfendes und des Mittelstücks.

Die im Juni 1893 im Anatomischen Anzeiger erschienene Mitteilung von GEORGE WILTON FIELD[3]) über Spermatogenese bei den Echinodermen (Holothurien, Crinoiden, Echiniden, Ophiuren, Asteriden) ist, soweit mir bekannt, die erste, welche genaue Auskunft über das Schicksal sämtlicher Bestandteile der Spermatide bei der Umwandlung in das Spermatosoma, insbesondere auch das Centrosoma[4]) gegeben hat. Dieses liegt bei Echinodermen (und anderen Wirbellosen) im Kopfe; seine Größe schwankt hier

---

1) BENDA, Zellstrukturen und Zellteilungen des Salamanderhodens. Verhandlungen der Anatom. Gesellsch., 7. Vers. Göttingen, Mai 1893, S. 161—165.

2) RUDOLF FICK, Ueber die Befruchtung des Axolotleies. Vorläuf. Mitt., Anat. Anz., Jahrg. 7 (1892), No. 25 u. 26, S. 818—821, Sept. 1892. — Derselbe, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 56, S. 4, 529—614, 4 Taf., 1893. (Kurze Mitteilung ferner in: Verhandl. d. Anat. Ges., 7. Versammlung Göttingen, Mai 1893, S. 120—122.)

3) GEORGE WITTON FIELD, Echinoderm Spermatogenesis. Anat. Anzeiger, Jahrg. 8, 1893, No. 14 u. 15, 3. Juni, S. 487—493.

4) Vorausgesetzt, daß es sich dort wirklich um „das" oder „ein" Centrosoma handelt.

zwischen 0,3 und 1,3 μ. Bei Asteriden besteht es anscheinend aus zwei Teilen, einem kugeligen und einem hantelförmigen (Teilung?). Außerdem sind im Spermatozoon nachweisbar Kern mit Nuclein und Karyoplasma, Nebenkern, Cytoplasma, Zellmembran. Der Schwanz wird vom Cytoplasma gebildet (PICTET); er ist aber nicht, wie PICTET will, mit an den Kern, sondern an die Zellmembran fixiert und hat Beziehungen zum Nebenkern. Wichtig ist noch der entgegen der Auffassung der Gebrüder HERTWIG, BOVERI und FOL ausgesprochene Satz, das Centrosoma sei im Spermatozoon als besonderer Körper, getrennt vom Nebenkern wie vom Kern vorhanden; es entstammt direkt dem Centrosoma der Spermatogonie und dringt bei der Befruchtung mit dem Kern zusammen in das Ei ein. Hier trennt es sich dann wieder von diesem.

Den Nebenkern hält G. W. FIELD ebenso, wie JOHN MOORE [1]) beim Salamander für eine Bildung der Spindelfäden.

Veranlaßt durch G. W. FIELD's Mitteilungen, bestätigte dann einige Monate später JOHN E. S. MOORE [2]) gleichfalls im Anatom. Anzeiger einen großen Teil der für Echinodermen gefundenen Thatsachen für Säugetiere. Vor allem wies MOORE nach, daß hier sowohl in den Spermatiden wie in den Spermatosomen Nebenkern und (2) Centrosomen vorhanden sind. Außer dem bis dahin bekannten „Nebenkern" findet MOORE in den Spermatocyten der Ratte, kurz vor der Teilung, noch einen kleineren der Art (Lesser „Nebenkern", s. v. v.!), so daß hier folgende Dinge vorhanden sind: 1) ein Kern mit 8 Chromosomen [3]); — 2) ein extranucleärer chromatischer Körper (HERMANN); — 3) der „kleine Nebenkern"; — 4) der eigentliche Nebenkern (Archiplasma); — 5) zwei Centrosomen, nicht im Nebenkern, wie beim Salamander, sondern frei im Zellkörper [4]).

---

1) JOHN E. S. MOORE, Quart. Journal of Microscop. Science, Vol. 34, p. 181—196, 1893.

2) Derselbe, Mammalian Spermatogenesis. 4 Fig. Anatom. Anzeiger, Jahrg. 8, 1893, S. 683—688.

3) Diese Zahlen 16 und 8 habe ich, soweit ich sehe, zuerst für Säugetiere angegeben, s. Verhandl. der Anat. Ges. in Wien 1892. Die Spermatiden haben vielfach (Beuteltiere, Mensch) vier Chromosomen.

4) Ich bemerke, daß MOORE für die Centrosomen im Text S. 684 auf „Fig. 1 b" verweist, daß aber in der Figur 1 (nach dem Original autotypisch angefertigt) ein kleines *e* steht, wofür also „*b*" zu setzen ist. Das größere *c* in Fig. 1, S. 685 bedeutet den „chromatischen Körper".

In dem Nebenkern der Spermatiden entsteht eine Anzahl von hellen Bläschen mit einem dunklen kugeligen Körper, event. fließen die Bläschen zu *einem* zusammen, mit einem Körper darin. So entsteht ein „Residual-Nebenkern“, die Blase verschwindet, die dunkle Sphäre legt sich der Kernmembran an. Die Centrosomen werden sehr deutlich. Der Kern spitzt sich in der Richtung des Kanallumens zu, und ein sehr kleines Körperchen wird ausgestoßen. Von diesem Körper aus geht eine schwach lichtbrechende Linie[1]) durch die Zelle: das erste Erscheinen des Schwanzes. Während der Nebenkernrest nach dem hinteren Ende wandert, geht der chromatische Körper nach der Wurzel des Schwanzes, wo er mitsamt den Centrosomen durch eine feine Membran umschlossen wird, welche eine Art Kragen um den sich verlängernden farblosen Kern bildet. Der chromatische Körper teilt sich in zwei ungleiche Teile und wird dann in den Kern aufgenommen, der hierbei sich mehr und mehr färbt. Wie zwar nicht im Text angegeben, aber in Fig. 4 gezeichnet ist, läuft das vordere Ende des Achsenfadens in einen Endknopf aus (Fig. 4 *Ek*), hinter dem die beiden Centrosomen — auf beiden Seiten des Fadens — liegen. (Vergl. hierzu meine Abbildungen vom Menschen auf Taf. XIX. Die von Moore erwähnte Membran dürfte die Kernmembran sein, wie ich vermute.) Der Nebenkernrest wandert mit einer degenerierenden Masse von Cytoplasma nach dem Kanallumen und wird zum Residualkörper. Ob Moore das ganze Cytoplasma oder nur einen Teil verschwinden läßt, ist mir zweifelhaft geblieben.

Zum Schluß giebt Moore eine Tabelle für die *Säugetier*-Spermatogenese, welche ich behufs Vergleich mit den Angaben anderer Autoren und meiner Tabelle hier wiedergebe:

1) Chromatin des Kerns in einer durchsichtigen Kapsel, die wahrscheinlich aus Paranuclein und Linin besteht.	Kopf	Kopfabschnitt (cephalic portion)
2) Eine Portion des Spermatiden-Nebenkerns, von der kleinen Erhebung an der Kernmembran, cytoplasmatischen Ursprungs.		
3) Zwei Centrosomen.		
4) Eine weitere Portion von Cytoplasma		Schwanz.

Vergleichen wir damit die von Moore in tabellarische Form gebrachten Ergebnisse von G. W. Field (s. oben) für *Echinodermen*:

1) „a faint refractive radius“.

Kern	Kopf	Kopf-abschnitt
Centrosoma		
Nebenkern	Mittelstück	
Zellmembran		
Cytoplasma		Schwanz

In der ausführlichen, 1895 erschienenen Arbeit von G. W. Field [1]) wird gleichfalls der „small refringent body at the apex of the head" als Centrosoma gedeutet, jedoch finde ich — im Texte nicht erwähnt — auf Taf. XVI, Fig. 50 (*c*) das Centrosoma von Arbacia pustulosa *hinten* am Kopfe gezeichnet.

In einer gleichfalls 1895 veröffentlichten Arbeit über Lumbricus kommt Gary N. Calkins [2]), zu dem Ergebnisse, daß der Kern oder Kopf vom ganzen Chromatin gebildet werde, daß das Mittelstück (Archoplasma) aus den „Polen" samt den Spindelfasern bestehe, daß die interzonalen Fasern wahrscheinlich den Nebenkern darstellen. Dieser verschwinde schließlich nach einem nutzlosem Dasein (useless existence)! Vom Centrosoma ist *nicht* die Rede.

Wilcox [3]) machte 1895 Angaben (für Caloptenus femur-rubrum) über das Centrosoma der Spermatiden, einen kugeligen Körper nahe der Chromatinmasse, welcher in die Kernblase eingeschlossen wird, sobald sich eine Membran bildet. Wilcox hält den Körper für das Centrosoma, ferner für identisch mit dem sehr ansehnlichen Körper, welcher den „Hals" des Spermatozoons bildet. Die Abbildungen zeigen das Körperchen, sowie seine Lage *am vorderen Ende des Schwanzes* — an dem kein Achsenfaden oder dergl. zu erkennen ist — ganz deutlich. (Vergl. unten.)

---

1) George William Field, Echinoderm Spermatozoon. Journ. of Morphology, Vol. 11, p. 235—270, 2 Pl. (15, 16), 1895.

2) Gary N. Calkins, The Spermatogenesis of Lumbricus. Journ. of Morphology, Vol. 11, p. 271—302, 3 Pl. (17—19), 1895.

3) E. V. Wilcox, Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum and Cicada tibicen. Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College, Vol. 27, No. 1, 5 Plates, Cambridge, Mass. N. S. A., May 1895, 32 pp. Die Stelle heißt im Original (p. 13): „. . . a spherical body near the chromatic mass, and this body becomes included in the nuclear vesicle when a membrane is formed. I regard this body as the centrosome which is left in each spermatid after the last spermatocyte division, and I also believe it to be identical with the very conspicuous body which forms the neck of the spermatozoön."

In demselben Jahre fand BÜHLER[1]) ein oder zwei Centrosomen in den Spermatiden der Kröte und verfolgte ihr Schicksal bei der Umwandlung. Sie liegen anfangs als Kügelchen dicht am Kern; wenn zwei vorhanden, ist eins größer. Später wird das — oder das größere Centrosom in die Kernmembran aufgenommen. Aus dem Kügelchen wird ein kurzes Stäbchen, das „diametral zur Chromatinkugel steht — und oft deutlich von der Kernmembran überzogen wird“. Gleichzeitig treibt die Chromatinkugel nach dieser Seite hin einen kegelförmigen kurzen Fortsatz, der nach BÜHLER seine Färbbarkeit verliert und zum Mittelstück wird. — Das schwarze Stäbchen nimmt an Länge zu und wird immer dünner, färbt sich dann auch schwächer. Häufig findet man an Stelle des Stäbchens ein lancettähnliches Gebilde oder eine Art Pincette, wohl infolge künstlicher Trennung der Fäden. Schließlich entsteht so durch einfaches Längenwachstum der Schwanz mit seinen beiden Randfäden. — Die Kernmembran hüllt den Kopf ein und bildet nach vorn den Spieß; nach hinten geht sie auf das Mittelstück und — wie BÜHLER an jungen Stadien gesehen zu haben meint — auch auf den Schwanz über. Die Attraktionssphäre läßt Verf. mit dem Zellprotoplasma verschwinden, wobei das Centrosoma übrig bleibe.

BÖHM und v. DAVIDOFF stützen sich in ihrem Lehrbuche[2]) wesentlich auf HERMANN '89 (s. o.), äußern aber besonders betreffs des Centrosomas (Amphibien) eine neue Auffassung: „im Protoplasma (der Spermatide) sieht man mehr oder weniger deutlic heine Astrosphäre mit einem darin gelegenen, relativ großen Centrosoma. Letzteres verläßt die Astrosphäre und zerfällt, wenigstens bei einigen Tieren, in einen kugel- und in einen ringförmigen Körper. Der Kern wird dann länglich, schließlich langcylindrisch. Der kugelförmige Körper, Abkömmling des Centrosoms, gerät durch die Membran in den Kern hinein und liegt am späteren Ende des Spermatozoenkopfes der Innenseite der Kernmembran an. Man bemerkt einen mehr oder weniger langen fadenförmigen Streifen in der Spermatide, der von einem im Kern liegenden kugelförmigen Körper ausgeht und mitten durch den Ring (vergl.

---

1) BÜHLER, Spermatogenese bei Bufo vulgaris. Verhandl. der Anat. Ges. 9. Vers. (Basel) 1895, p. 62—66.

2) A. A. BÖHM und M. v. DAVIDOFF, Lehrbuch der Histologie des Menschen, einschließlich der mikroskopischen Technik. Mit 246 Abbild. Wiesbaden „1895“. (Oktober 1894). XV, 404 SS., hier S. 257.

Hermann, B.) sich bis zur Peripherie der Zelle erstreckt. Dies ist die Anlage des Achsenfadens. Ob derselbe aus dem Kern oder, was wahrscheinlicher ist, aus dem Protoplasma oder vielleicht aus der Astrosphäre stammt, ist noch unentschieden.“

Jener kugelige Abkömmling des Centrosoms wird zum Endknöpfchen des Achsenfadens. Der ringförmige Körper gestaltet sich zur Anlage des Randfadens und der undulierenden Membran. Die übrigen Teile des Bewegungsapparates an der Geißel bilden sich sehr wahrscheinlich aus dem Protoplasma der Spermatide.

Weitere Angaben über das Verhalten des Centrosomas macht Wilcox [1]) 1896 für Caloptenus femur-rubrum. In späteren Stadien teilt es sich in zwei, um sich noch später wieder zu vereinigen; das Ganze verlängert sich und bildet schließlich das Mittelstück, das sich in den Schwanz fortsetzt. Von einem Achsenfaden ist nicht die Rede.

Befunde von größter Wichtigkeit brachte J. E. S. Moore [2]) 1896 in seiner Arbeit über die Strukturveränderungen der Stammzellen während der Spermatogenese bei Haien und Rochen, Befunde, welche ganz neue Gesichtspunkte für die Bedeutung der Centrosomen und der Spermatosomengeißel eröffnen. Moore teilt die Spermatogenese hier in zwei Hauptperioden ein, zwischen denen eine synaptische Phase [3]) liegt. In der ersten Periode haben die Stammzellen nämlich 24, in der zweiten 12 Chromosomen, aber es handelt sich nicht um Reduktionsteilung im bisherigen Sinne, sondern um Verschmelzung der Chromatinteile. Schon während der Synapsis fallen Wanderungen der beiden Centrosomen nach der Zellmembran hin auf. In der zweiten Periode, welche wiederum in zwei Teilungen zerfällt, entsteht von den Centrosomen aus bereits bei der ersten, d. h. also bei der vorletzten Teilung (oder Bildung der Spermatiden), je ein feiner protoplasmatischer Faden,

---

1) E. V. Wilcox, Further Studies on the Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum. Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College. Vol. 29, No. 4, p. 193—202, 3 Pl. Cambridge, Mass. June, 1896. (Verfaßt April 1895.)

2) J. E. S. Moore, On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of Microsc. Science, Vol. 38, N. S., p. 275—313. 4 Pl. Figs. in text. Sep.-Abdr. dem Verf. zugekommen 27. Febr. 1896.

3) συνάπτω (nicht „συνᾶπτω“, wie Moore schreibt): verbinden, verknüpfen, hier = „verschmelzen“ (to „fuse“ together).

welcher nach der Zellperipherie hin wächst, diese hier etwas einkerbt („indented") und über sie hinaus wächst, also frei hervorragt wie eine kurze Geißel. Die Samenzelle der Elasmobranchier nimmt also während der Synapsis den Charakter einer Geißelzelle an. Bei der zweiten und letzten Teilung der zweiten Periode wird dann der definitive lange Schwanz des Spermatosomas von den Centrosomen aus gebildet. Inwieweit die aus einem dünnen Faden bestehende Geißel dem Schwanze bei höheren Wirbeltieren entspricht, bedarf wohl noch weiterer Feststellung. Es handelt sich wohl um das Aequivalent des Achsenfadens. Von einem Spiralfaden oder Spiralsaum und von protoplasmatischen Hüllen dieses Fadens wird nichts bemerkt. Von Interesse, weil mit den Reifungserscheinungen bei Säugetieren mit Einschluß der Menschen im wesentlichen oder doch in vielen wesentlichen Punkten übereinstimmend, ist das Verhalten des Chromatins der Archoplasmablase, der Kernmembran und des Kernsaftes, vor allem des Nebenkerns. Das Kernchromatin bildet eine Art „Kragen" um die Basis der Archiplasmablase, während der Rest des Chromatins sich zu einer flaschenähnlichen Masse (Chianti-) verdichtet. Die Flasche bekommt eine kleine Flansche (Rand, engl. flange) am Halse, wo dann das Archoplasma den Stöpsel darstellt. Um das Chromatin liegt der Kernsaft (Argin, Verf.), um dieses die Kernmembran. Die Basis des intracellulären Teiles der Geißel (nebst den Centrosomen) liegt jetzt zwischen dem Archiplasma und der chromatischen Flansche, aber die Ansatzsstelle der Geißel wandert um die Oberfläche des Kerns, das Archiplasma dringt in die Kernmembran ein und lagert sich nebst der Geißelbasis als trichterähnliche Masse dem Chromatin an. Die Centrosomen verschwinden dann, entweder gehen sie „verloren", oder sie können nicht mehr von der chromatischen Substanz an der Schwanzbasis unterschieden werden. Die Ansatzstelle der Geißel wandert weiter, bis sie schließlich an dem Boden der Flasche anlangt, d. h. dem Halse gegenüber. Der Nebenkern macht diese Wanderung mit; seine Substanz mischt sich eventuell mit dem eigentlichen Archiplasma, beide zusammen bilden eine deutlich differenzierte „protoplasmatische" Masse um den intracellulären Teil der Geißel an deren Basis bis zu ihrem Austritt aus der Kernmembran (? wohl Zellmembran). Diese ganze Masse (Nebenkern, Archiplasma, intracellulärer Teil der Geißel) bildet eventuell das lange Mittelstück des reifen Spermatozoons.

Zu ganz anderen Ergebnissen kam — für Säugetiere: Meer-

schweinchen, Ratte, Maus — Carl Niessing[1]) Frühjahr 1896. Er nennt „Mitosom“ einen Körper (Kern), der aus „der Sammlung der Mikrosomen samt den früher centrierten Fibrillen innerhalb der Sphäre und der Centralkörper zu einer anscheinend gleichmäßigen Masse, dem dunklen Kern“ entsteht. Aus diesem Körper entstehe der Spitzenknopf, aus dem „glashellen Körper“ mit dem Häutchen die Kopfkappe, aus dem Kern der eigentliche Kopf. „Das Centrosom“ befinde sich beim reifen Spermatozoon „am vorderen Pole des Kopfes und nicht etwa im Mittelstück oder am hinteren Kopfpol“, d. h. also das Centrosom wird zum „Spitzenknopf“, andere Sphärenteile zur Kopfkappe. Den Achsenfaden läßt Niessing mit derselben Bestimmtheit wie für die anderen Teile: „nicht aus dem chromatoiden Nebenkörper, sondern aus dem Kern“ hervorgehen. Aus den schönen und klaren Abbildungen Niessing's — welche ich auch im Original zu sehen Gelegenheit hatte — scheint mir nicht das, was Verf. folgert, sondern das, was ich, in Uebereinstimmung mit Meves und v. Lenhossék, für mehrere Säugetiere und den Menschen beobachtet habe, hervorzugehen. Man vergl. besonders Fig. 16, 18a, 18b, 19, 25, 35.

P. Bertacchini[2]) ist — entgegen seiner früheren Anschauung — auf Grund von Untersuchungen an Anuren (Rana, Bufo, Hyla), sowie einigen anderen niederen Wirbeltieren 1896 gleichfalls zu der Ueberzeugung gelangt, daß das Spermatozoon eine ganze Zelle darstellt. Vom Protoplasma der Spermatide leitet er die Hülle des Kopfes, Mittelstückes und Schwanzes — vom Kern den centralen Teil des Kopfes und das „Schwanzkörperchen“ (granulo caudale) aus dem der Achsenfaden hervorwächst, ferner den axialen Körper des Mittelstückes ab. Das Schwanzkörperchen und der Schwanzfaden beständen wahrscheinlich aus der achromatischen Kernsubstanz. An dem hinteren Kernpol, wo das rundliche, stark lichtbrechende Körperchen auftritt, zeigte der Kern manchmal eine Art Oeffnung, durch welche jenes auszutreten schien.

---

1) Carl Niessing, Die Beteiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwick., Bd. 48, 1896, S. 111—142, 2 Taf.

2) P. Bertacchini, Ricerche biologiche sulla spermatogenesi nel gruppo degli Anfibi anuri. Con 2 tavole. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 13, 1896, H. 12, S.-A. 38 SS.

Sehr eigentümliche Befunde habe ich [1] [2]) im März und April 1896 von Monotremen und Beuteltieren veröffentlicht. Ich beschrieb lange, Achsenfäden oder ganzen Schwänzen ähnliche Gebilde, welche in den SERTOLI'schen Zellen stecken, und welche bei weiterer Entwickelung am inneren Ende eine, manchmal zwei knopfähnliche Verdickungen zeigen. Ich brachte mit diesen „Schwanzanlagen", wie ich sie zunächst auffaßte und nannte, Bilder in Zusammenhang, die im Lumen der Kanäle sich zeigen: Eintreten solcher Anlagen in die Spermatiden. Das Eintreten eines knopfähnlichen, stark gefärbten und lichtbrechenden Gebildes mit einem gleichfalls stark tingiblen Faden in den hinteren Pol der sich langstreckenden, cylindrische Form annehmenden Spermatide konnte aus den verschiedenen Bildern mit Sicherheit geschlossen werden.

Nachdem ich in diesem Jahre [3]) zu der Auffassung gelangt

---

1) KARL VON BARDELEBEN, Die Entstehung der Samenkörper. Anat. Anz. Bd. 11, No. 23 und 24, März 1896, S. 697—702.

2) Derselbe, Ueber Spermatogenese bei Monotremen und Beuteltieren. Verhandl. d. Anat. Ges., 10. Vers. Berlin, April 1896, S. 38—43, 4 Abbild.

Für richtig halte ich heute noch folgende Sätze oder Teile solcher:

a) (Anat. Anz. 11, S. 699): „Die so getrennt entstandenen Bestandteile des Spermatozoons vereinigen sich, indem das verdickte vordere Ende des . . Achsenfadens in das hintere Ende der schlauch- oder ballonförmig gewordenen Kopfanlage gelangt. . . . Eine vollständige Verschmelzung im eigentlichen Sinne des Wortes tritt eigentlich niemals ein, da bekanntlich beim reifen Spermatozoon der vordere Endknopf des Achsenfadens mit dem Kopfe nur durch Kittsubstanz verbunden ist."

b) (Verh. d. Anat. Ges. 1896, S. 41): „Der ursprünglich polyedrische oder kugelige Körper der Spermatide nimmt allmählich die Form eines Ballons oder eines Cylinders an und bildet am hinteren Pole eine Blase. . . Die Endknöpfe der Achsenfäden dringen nun von hinten oder von der Seite in die Spermatide ein."

c) (Ibidem, S. 42): Aus den geschilderten Befunden . . . kann ich keinen anderen Schluß ziehen, als daß die . . . Achsenfäden mit dem Endknopfe . . . selbständig gebildet werden, und daß sie dann in die . . . Kopfanlagen eintreten.

Als irrtümlich habe ich vor kurzem zurückgenommen die Auffassung, daß „Kopf" und „Schwanz" aus zwei verschiedenen Zellen oder Teilen verschiedener Zellen entstehen.

3) KARL VON BARDELEBEN, Dimorphismus der männlichen Geschlechtszellen bei Säugetieren. Anat. Anz., Bd. 13, No. 21 u. 22, August 1897, S. 564—569, 6 Abbild.

bin, daß die, Kirschen mit langen Stengeln gleichenden Gebilde in den Sertolis Spermatosomen darstellen, und daß die Spermatide ohne fremde Hilfe zu einem ganzen Spermatozoon wird (Monotremen, Beuteltiere, Insectivoren, Ungulaten, Raubtiere, Nager, Mensch), galt es eine Erklärung für die Beobachtungen zu finden, die als ein Eindringen von Schwanzanlagen in die Spermatide gedeutet waren. Ich bin auf Grund von sehr genauen, fast lückenlosen Beobachtungen beim Menschen und den früher untersuchten Säugern zu dem Ergebnis gekommen, daß allerdings ein Eintreten oder Eindringen der Schwanzanlagen in das Innere der Spermatide stattfindet, daß aber diese Anlagen nicht aus den Sertolis, sondern wesentlich aus den Centrosomen der Spermatide, unter Beteiligung des Nebenkörpers, stammen, daß also die Anlagen nicht von außerhalb der Spermatide in diese eindringen, sondern von der Peripherie derselben in das Innere dringen (Einstülpung, Invagination), um schließlich sich an der Kernmembran oder direkt am Chromatin festzusetzen. Frühere Beobachtungen über die Lage des Endknopfes des Achsenfadens beim reifen Spermatozoon des Menschen sprechen gleichfalls schon hierfür [1]).

Doch ich habe vorgegriffen und kehre zur Litteratur 1896 zurück. In dem genannten Jahre hatte Meves [2]) in einer Anmerkung einer Arbeit über Spermatogenese beim Salamander mitgeteilt, daß „die chromatischen Bestandteile des Nebenkörpers“ von den beiden Centrosomen herstammen. Der eine Centralkörper erfährt ein kolossales Wachstum und wird zu einem kugeligen Körper, der andere zu dem Ringe Hermann's. Beide bilden später das Mittelstück.

Im Februar 1897 erschien eine vorläufige Mitteilung Desselben [3]), gleichfalls den Salamander betreffend, in welcher er sehr genaue Angaben über die Rolle macht, welche die Centrosomen spielen, sowie über die anderweitigen Prozesse, welche bei der Umwandlung der Spermatide in das Spermatosoma vor sich

1) Der obige Passus — von S. 495 Zeile 71 an — ist im Anat. Anz., Bd. 14, S. 145—147 abgedruckt worden. (Ich habe hier einige Worte geändert oder ausgelassen!)

2) Friedrich Meves, Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. 5 Taf. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entw., Bd. 48, S. 1 u. 83, „1897“ (Heft 1 1896 erschienen).

3) Friedrich Meves, Ueber Struktur und Histiogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Vorgetragen im Physiologischen Verein zu Kiel am 8. Febr. 1897. Mitteil. f. d. Verein Schlesw.-Holst. Aerzte, Jahrg. V, No. 5, 4 SS.

gehen. In einer Ende Juli 1897 erschienenen ausführlichen Arbeit [1]), welche mir infolge gütiger Zusendung seitens des Verf. nach Rückkehr von einer Reise Anfang September dieses Jahres zu Gesicht kam, nachdem meine Arbeit im Archiv 1897, Supplement, bereits gedruckt war, führt MEVES dies weiter aus und giebt die Abbildungen dazu.

Die beiden Centrosomen der Spermatide liegen in senkrechter Richtung zur Zellwand, das eine periphere unmittelbar an derselben. Von diesem wächst ein Faden aus — die erste Anlage des Achsenfadens. Die Centralkörper und der Anfangsteil des Achsenfadens werden gegen das Centrum der Zelle zu verlagert, die Zelloberfläche von der Stelle aus, wo das periphere Centrosoma lag, gegen das Zellinnere eingestülpt. Die Centralkörper wachsen; der periphere wird zur Scheibe, dann zum Ringe, an dessen Peripherie die Zellwand inseriert. Der centrale Körper wird zu einem leicht gekrümmten Stäbchen, mit welchem der Achsenfaden in Verbindung tritt. Stäbchen und Ring hatte (s. o.) HERMANN bereits 1889 beschrieben, jedoch ohne ihre Abstammung und Herkunft angeben zu können. Das Stäbchen lagert sich der Kernmembran an, plattet sich ab, bildet einen Zapfen, der in das Innere des Kernes hinein wächst und kugelig wird, während der Rest als Scheibchen der Kernmembran außen aufliegt. Während das Scheibchen schwindet, wächst die Kugel stark heran, um sich weiter in einen cylindrischen Körper umzuformen, welcher bald die Länge des Mittelstücks des reifen Spermatozoons erreicht, aber nur der „vorderen Partie“ desselben entspricht. — Der Ring liegt später am hinteren Pol der Zelle, an deren Oberfläche er die Einfassung eines Loches der Zellwand bildet. (Bei Beuteltieren sehr deutlich! B.) Das Sphärenbläschen wandert am Kern entlang auf dessen vorderes Ende, tritt durch die Zellwand hindurch aus der Zelle heraus, liegt also dann vor derselben und bildet den „Spieß“.

Die Angabe HERMANN's, daß aus dem Ringe der Flossensaum werde — die ich auch stets angezweifelt habe — erklärt MEVES für unzutreffend. Man kann beide Gebilde gleichzeitig nebeneinander sehen. Der Ring wird pessar-ähnlich (vergl. HERMANN), reißt dann durch, die dorsale Hälfte mit caudalwärts umgebogenen, dem Achsenfaden angelegten Enden bleibt an Ort und Stelle liegen

---

1) FRIEDRICH MEVES, Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. 2 Taf. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entw., Bd. 50, S. 110—141, 1897 (20. Juli).

und bildet die Begrenzung des Loches der Zellwand, durch welches hindurch sich der Randfaden bis zur vorderen Partie des Mittelstückes verfolgen läßt. Die ventrale Hälfte des Ringes wandert dagegen mit der Zellsubstanz an der Bauchseite des Achsenfadens entlang, dessen Ende sie aber nicht erreicht. Sie bleibt an der Grenze zwischen Hauptstück und Endstück des Schwanzes liegen. Die hintere Partie des Mittelstückes geht aus der dorsalen Ringhälfte hervor. — „Der reife Samenfaden des Salamanders stellt eine vollständige umgewandelte Zelle dar; eine Abstoßung von irgend welchen Teilen hat im Laufe seiner Entwickelung nicht stattgefunden."

M. v. Lenhossék's [1]) vorläufige Mitteilung vom 3. April 1897 bezieht sich wesentlich auf die Ratte. Die „Sphäre" der Spermatocyten leitet Lenhossék nicht von Spindelresten, sondern von einer spontanen Verdichtung des Cytoplasmas um das Centrosoma herum ab; die Sphäre habe mit einem wahren Nebenkern (Blatta, Helix etc.) nichts zu thun. Sie schließt die Centrosomen ein, welche stets paarig sind. Die Spermatocyten der Ratte teilen sich zweimal hintereinander. — Im Cytoplasma der jungen Spermatide bemerkt man drei Dinge: 1) die Sphäre (s. o.); 2) den „chromatoiden Nebenkörper" (Benda); 3) die Centrosomen. — Die Lage des mit Eisenhämatoxylin, Magentarot, Gentianaviolett färbbaren Nebenkörpers ist anfangs keine bestimmte; später findet man ihn stets am hinteren Kernpol, neben der Anheftungsstelle des Achsenfadens. „Mit der Bildung des letzteren hat er nichts zu thun"; Hermann's Darstellung findet in Lenhossék's Beobachtungen keine Stütze. Dagegen scheine er zu der Bildung der cytoplasmatischen Hülle des Verbindungsstückes teilweise das Material zu liefern. Die Centrosomen liegen dicht nebeneinander stets „auf der Oberfläche der Zellen", nicht senkrecht darauf. Eines — das vordere oder das hintere — ist das größere. Aus den Centrosomen wächst nun der Achsenfaden heraus. Das Fädchen geht immer vom kleineren Körperchen aus und wächst zunächst an der Oberfläche der Zelle entlang. Es ist keine direkte „Verlängerung", sondern ein „Ausscheidungsprodukt" desselben, das Centrosoma muß „mit der Fähigkeit der Assimilation ausgestattet gedacht werden". Bald tritt ein merkwürdiger Wanderungsvorgang der Centralkörperchen in die Erscheinung, indem sie sich, von einem

1) M. v. Lenhossék, Ueber Spermatogenese bei Säugetieren. Vorläufige Mitteilung. 8 SS. S.-A.?

hellen Hof umgeben, in das Cytoplasma senken und, den Achsenfaden kometenartig nach sich herziehend, an den hinteren Kernpol herantreten. Das größere von den beiden Körperchen verbindet sich nun mit der Kernmembran, zunächst fester, später durch Vermittelung einer Kittsubstanz und stellt mit dem anderen das von JENSEN entdeckte „Endknöpfchen" dar. Die Darstellung NIESSING's, wonach das Centrosoma im „Akrosoma" enthalten sei, erklärt LENHOSSÉK für irrtümlich.

Eine Verbindung (Kopulation, BENDA) der SERTOLI'schen Zellen mit den Spermatozoenköpfen stellt LENHOSSÉK gleichfalls in Abrede. Die Zellen bestehen (SWAEN und MASQUELIN) fast ausschließlich aus feinen, parallel verlaufenden Fibrillen, zwischen denen Bahnen für die Fett- und Eiweißstoffe für das Wachstum des jungen Spermatozoons lägen. Die von PLATO beschriebenen Kanäle der Membrana propria beruhen nach LENHOSSÉK auf Täuschung.

In einer während der Niederschrift dieser Zeilen (September 1897) mir zugegangenen Arbeit kommt F. HERMANN [1]) für Selachier (Scyllium catulus) zu dem Ergebnis, daß der Schwanzfaden (Achsenfaden) aus der Centralspindel der letzten Spermatocytenteilung entsteht, daß das Endknöpfchen als das Centrosom des Spermatozoons zu betrachten sein dürfte. In der Spermatide findet HERMANN zwischen Kern und Zellmembran eine homogene, glashelle, scharf konturierte kleine Spindel, an ihren Polen zwei sich namentlich bei Anwendung von Hämatoxylin-Metall-Lackfärbungen (Eisen, Kupfer, Vanadium) dunkel tingierende Kügelchen von verschiedener Größe. Diese Spindel leitet H. (Schlußfolgerung, nicht Beobachtung) aus der Centralspindel der Spermatocyten ab (äquatoriale Abschnürung). Von den beiden Spindelpolen stelle der eine, kleinere, das Centrosom dar, „während der größere sich als die zu einem Kügelchen zusammengesinterte Hälfte des ringförmigen Zwischenkörperchens erweist" (Centrodesmose M. HEIDENHAIN). Letzteres verschmilzt dann mit der Zellmembran, während sich das Centrosom gegen den Kern wendet, dessen Membran erreicht und sich bald mit dem eigentlichen Kern in Verbindung setzt. Das „Zwischenkörperchen" weitet sich wieder zu seiner ursprünglichen Gestalt, einem ungemein zierlichen Ringe, aus, und zwischen beiden spannt sich, entstanden aus der Spindel, die Anlage des Achsenfadens aus.

---

1) F. HERMANN, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwick., Bd. 50, S. 276—315, 1 Taf. (Selachier-Salamandra).

b) Eigene Befunde beim Menschen.

Seit dem Abschlusse der letzten Arbeit (7. Beitrag zur Spermatologie) — 15. Juli 1897 — habe ich meine Studien betreffend die Vorgänge bei der Umwandlung der Spermatiden in Spermatosomen beim Menschen fortgesetzt und gebe ich im folgenden die Ergebnisse der weiteren Beobachtungen wieder. Ich verweise hierbei auf die Abbildungen der Tafel XIX und Fig. 1 auf Tafel XX und die Erklärungen dazu, ferner auf die Textfiguren I—V.

Als zweckmäßig erscheint es mir, die Vorgänge diesmal für die ganze Spermatide, das ganze Spermatosom darzustellen, nicht, wie in der vorigen Arbeit, nach den einzelnen Teilen (Zellkörper, Kern, Nebenkörper, Centrosomen etc.) getrennt, ferner eine Reihe von gut charakterisierbaren Stadien aufzustellen, auch schon deshalb, um bei Diskussionen mit anderen Forschern oder beim Vergleiche mit anderen Species eine sichere Basis zu gewinnen. Ich unterscheide einstweilen sieben Stadien, von denen das letzte das reife „Spermatozoon", besser die „Spermie"[1]) darstellt, wobei ich bemerke, daß vielleicht zwischen dem 6. und 7. Stadium ein solches, umfassend die Reifungserscheinungen im Nebenhoden, Vas deferens und Samenbläschen, einzuschieben wäre.

Erstes Stadium: Die kugelige, ruhende Spermatide.

Das Ruhestadium der Spermatide dauert jedenfalls nur kurze Zeit, aber auch die anderen Stadien werden, wenigstens zum großen Teile, wohl sehr schnell durchlaufen.

Die ruhende Spermatide des Menschen ist kugelig oder doch der Kugelgestalt sehr nahe kommend, auch polyedrisch. Der Durchmesser derselben beträgt anfangs 6,5—6,75—6,8—7,0 μ, wächst dann bis auf 8 μ. Ist diese Größe erreicht, so beginnen die äußerlich sichtbaren Umwandlungen.

Die beiden Centrosomen liegen noch mehr peripher, nahe dem Außenrande der Zelle, s. Textfigur I *a*. Eine Spindel zwischen beiden, wie sie Hermann für Salamandra beschreibt, habe ich beim Menschen bisher nicht gesehen. Dagegen fand ich sie manchmal wie von einem hellen Hofe umgeben.

Der Kern zeigt, wie ich bereits in Uebereinstimmung mit anderen Forschern angab, anfangs die gewöhnlichen Strukturen. (Ruhender Kern.) Vergl. Taf. XIX, Fig. 1 *a*, *e*.

---

1) Nach dem mir brieflich gemachten Vorschlage Waldeyer's will ich statt Spermatozoon hinfort Spermie sagen. Ueber die Bezeichnung Spermatosoma vergl. oben S. 479.

Zweites Stadium: Polare Streckung der Spermatide, Wanderung der Centrosomen, erste Anlage des Achsenfadens, Einstülpung der Kernmembran, Einschmelzen oder Zusammenballen des Kernchromatins, Fig. 1 *b*, *f*, Taf. XIX, Textfig. I *a*.

Was von diesen Vorgängen das Primäre, was Ursache und was Wirkung sei, ist wohl noch nicht zu entscheiden. Wir wollen sie zunächst einzeln betrachten, dann versuchen, sie auf ein gemeinsames Prinzip zurückzuführen.

Die ursprünglich kugelige oder regelmäßig - polyedrische Zelle streckt sich in einer bestimmten Richtung in die Länge, während sie in der darauf senkrechten Richtung entsprechend abnimmt. Das Volumen der Spermatide nimmt hierbei im ganzen ab, wenn ich richtig gemessen und gerechnet habe, und zwar um etwa 30 Proz. Worauf diese Volumenabnahme zurückzuführen, ist mir noch nicht ganz klar, wahrscheinlich handelt es sich um Kontraktionserscheinungen unter Auspressung von Flüssigkeit, nicht nur im Kern, wo sie leicht zu konstatieren, sondern auch im Cytoplasma, vielleicht auch um Abgabe fester Teile.

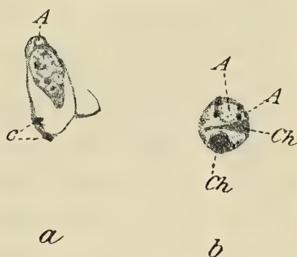


Fig. I *a* und *b*. Spermatiden des zweiten Stadiums. *a*: *A* Argin, *c* Centrosomen, hinten am Kern: Nebenkörper, rechts an der Zellkontur Faden. Ok. 8.

Fig. I *b*. Spermatidenkern im (optischen) Querschnitt. *A*.*A* Argin, rechts und links davon der Kernmembran anliegend Centrosomen. *Ch*, *Ch* Chromatin des Kerns in zwei Teilen. Ok. 12. 6. 7. 97.

Die Centrosomen wandern vom Rande des Zellkörpers nach dem Kerne hin und zwar im „Gänsemarsch“, hintereinander; das vordere erreicht die Kernmembran und stülpt sie ein.

Von dem hinteren Centrosom aus entsteht ein kurzer, dünner, schnell an Länge und Dicke zunehmender Faden, der spätere Achsenfaden des Mittelstücks und Schwanzes. Eine Verbindung zwischen beiden Centrosomen besteht in diesem Stadium noch nicht — oder wohl richtiger, ist mit den bisher angewandten Methoden nicht nachweisbar. Die Centrosomen oder doch eines von ihnen teilen sich, in zwei Teile, s. Textfigur I *b*. Das Kernchromatin ballt sich in einer bisher noch nicht beschriebenen Weise zusammen, indem sich, nachdem die bekannte Ansammlung der Brocken an der Membran vorüber, zwei größere Klumpen bilden, von denen

der eine kegelförmig, der andere kugelig ist. Daneben liegen gleichfalls zwei Arginkörper („Vakuolen" der Autoren), aus Kernsaft bestehend, s. Textfigur I *b*, sowie Fig. 1 *c*, Taf. XIX, zwischen ihm und der Membran liegt ein heller Raum, bei Beuteltieren (Verf.) und Selachiern (Hermann) deutlicher, als beim Menschen (Taf. XIX, Fig. 2 *a* gut zu sehen). Diese das Kernchromatin umgebende Schale besteht jedenfalls aus dem ausgepreßten Kernsaft („Argin"). Sie verschwindet später vorn an der Spitze, dann auch an den Seiten, um noch längere Zeit am hinteren Ende der Kopfanlage zu persistieren. Bei niederen Säugern ist dies ebenso.

Als treibende Kraft für alle oben erwähnten Vorgänge muß ich die Centrosomen ansehen. Die Streckung der Zellen entspricht der Verbindungslinie zwischen den Centrosomen; sie stülpen die Zellsubstanz [1]) und Kernmembran nach dem vorderen Ende ein, während hinten der Achsenfaden auswächst. Es erinnert das Ganze an einen „Propeller". Bei weiterem Wirken der im Centrosom befindlichen Kraft wird dann, wie wir gleich sehen werden, der Kopfteil der Spermatide nach vorn heraus- oder hervorgestoßen, ja das Spermatosom als Ganzes fortbewegt.

Ueber die Substanz, aus welcher der Achsenfaden besteht, sind die Autoren nicht einig. Hermann (Selachier) läßt die Anlage desselben aus der Centralspindel der letzten Spermatocytenteilung entstehen, anscheinend aus einer Anzahl parallel laufender Fibrillen bestehen. Meves ist geneigt, ihn für einen „Mitomfaden der Zellsubstanz zu halten, „welcher ebenso wie z. B. ein Polstrahl oder eine Spindelfaser der achromatischen Figur der Mitose, an dem Centralkörper angeheftet ist und welcher die Substanz, auf Grund deren er wächst, um den Centralkörper herum oder vielleicht durch ihn hindurch aus der Zelle bezieht". Ich möchte dem Achsenfaden bei höheren Tieren, sowohl dem vorderen intercentralen, wie dem postcentralen Abschnitte, eine höhere Dignität zuerkennen; ich habe mir die Vorstellung gebildet, daß er einen Teil der Centrosomensubstanz oder doch Substanz, welche durch die Centrosomen assimiliert ist, enthält. (Vgl. oben v. Lenhossék)

Drittes Stadium: Hervortreten der Kopfanlage, Bildung

---

1) Ob man beim Menschen von einer „Zellmembran" sprechen kann, möchte ich bezweifeln. Eine „Crusta" (F. Eilhard Schulze) ist aber vorhanden.

der Schwanzblase: Form der Retorte und der Chianti-Flasche. Entstehung eines Ringes von dem vorderen Centrosom aus, hinter dem hinteren Ende des Kerns (Kopfes), Fig. 2, Taf. XIX, Textfigur II *a*, *b*?

Die Kopfanlage, also der Kern mit seiner Membran, wird verlängert, verjüngt und nach vorn hervorgetrieben; der Kernsaft sammelt sich am vorderen Ende des Kopfes an, und zwar unsymmetrisch. Schon jetzt kann man eine konkave und konvexe, also, wenn man will, Bauch- und Rückseite des Spermatosoms unterscheiden. Später zerfällt diese Ansammlung von Kernsaft in mehrere Partikel („Vakuolen"). Am vorderen Kopfende entsteht eine ganz kleine feine Spitze — Taf. XIX, Fig. 2 *a*, *b* (?), *e*, *f* — von der Kernmembran aus. Sie ist weder in diesem noch in späteren Stadien an allen Exemplaren zu erkennen (s. Fig. 3, 4, 5, Taf. XIX), weil sie asymmetrisch liegt, wie ich dies 1891 angegeben habe. Der Rest der Spermatide bildet die KOELLIKER'sche „Schwanzblase". Diese muß, nach meinen Erfahrungen, beim Menschen bald zerreißen und in Stücke gehen. Jedenfalls findet man schon im nächsten Stadium nur ausnahmsweise vollständige und geschlossene Schwanzblasen, dagegen ist eine solche in dem Stadium Taf. XIX, Fig. 4 *a*, *b* und *c*, vielleicht auch *e* und *f* wohl noch intakt vorhanden. (Bei Beuteltieren persistiert sie viel länger und ist dort sehr groß, so daß ich der Meinung zuneige, sie rühre nicht allein von der Spermatide, sondern auch von dem Protoplasma der Sertoli's her.

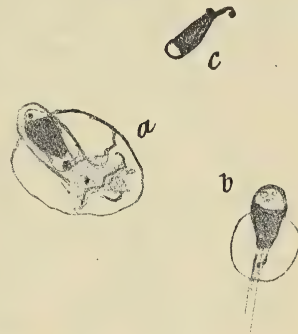


Fig. II *a*–*c*. *a*: Spermatide des 3. Stadiums, *b*: Kernmembran abgehoben, Ringbildung, *c*: kleines Körperchen dicht hinter dem hinteren Kopfende, vgl. Taf. XIX, Fig. 5 *f*.

Figuren, wie sie MEVES soeben für Salamandra von der Schwanzblase und der Einstülpung oder Einziehung des Cytoplasmas infolge der Wanderung der Centrosomen gegeben hat, habe ich bei höheren Säugern und beim Menschen bisher nicht gesehen. Bei Monotremen und Beuteltieren beobachtete ich dieselben häufig, ja allgemein, und schloß daraus die Wanderung des Endknopfes samt dem Achsenfaden (vergl. oben). Beim Menschen sah ich nur Zu-

stände, wie sie Fig. 3 *h* der Tafel XIX zeigt. Der Weg, welchen die Centrosomen nebst dem an ihnen hängenden Achsenfaden durch die Zellsubstanz machen, die Richtung, in welcher das vordere Centrosom den Kopf vordrängt, sind nicht geradlinig, auch nicht jener der Polachse entsprechend, sondern schief (schräg) und krumm.

So ist die „Chianti-Flasche“, der die Spermatide auf dieser Stufe ähnlich sieht, anfänglich gleichfalls gekrümmt, also mehr eine Retorte, wie die Abbildungen Taf. XIX, Fig. 2 *a*, *b*, *c* deutlich zeigen, während bei *d*, *e*, *f* die Geradstreckung anhebt.

So ist auch nur bei 2 *e* und *f* ein längeres Stück des Achsenfadens sichtbar. Diese Verhältnisse kommen nach meinen Untersuchungen bei Monotremen und Beuteltieren, sowie nach den Beobachtungen anderer Forscher bei niederen Wirbeltieren allgemein vor. Auch im weiteren Verlauf der Entwickelung wird uns niemals das Prinzip der geraden Linien, sondern stets das der Kurven und Schlängelungen d. h. also der Spiralen entgegentreten (vergl. hierzu E. Fischer's Arbeiten), welches man in Anbetracht des bekannten Verhaltens anderer Gewebe und Gebilde des tierischen Körpers (Knochen, Muskeln, Gefäße) und der Pflanzen als ein sehr weit verbreitetes Wachstumsprinzip hinstellen kann. Jedenfalls deuten auch die Erscheinungen bei der Spermatogenese und die Bewegungen der reifen Spermie auf eine hohe Elasticität der Fadengebilde in der Zelle und im Kern hin (vergl. die Untersuchungen von M. Heidenhain, Drüner, Braus u. a.).

Die Entstehung des „Ringes am hinteren Kopfende“ — oder kürzer, des „vorderen Ringes“, da es noch einen zweiten, hinteren Ring, am späteren hinteren Ende des Mittelstückes, giebt, wohl noch einen dritten, an der Einstülpungsstelle der Cytoplasmas — die Entstehung dieses vorderen Ringes ist schwierig festzustellen. Auch die Entstehung des zwischen den beiden Centrosomen gelegenen Teiles des Achsenfadens ist nocht nicht klar. Die erste Anlage des Fadens entsteht (s. o.) vom hinteren Centrosom aus, später geht er scheinbar direkt vom vorderen Centrosom oder dem kleinen Endknöpfchen ab, das diesem entspricht. Dies spricht dafür, daß beide Centrosomen ihre Stellung vertauschen, d. h. das „hintere“ zum „vorderen“ wird. Der Faden ist anfangs scheinbar einfach, später sieht man deutlich zwei (vielleicht mehrere) Fäden: intercentr(osom)ale Fäden. — Da bei späterer Verlängerung der eine Faden Achsenfaden bleibt, während der andere „Randfaden“ wird, kann man sie schon jetzt als solche unterscheiden.

Wenn das „vordere“ Centrosom, wahrscheinlich schon in zwei Tochter-Centrosomen geteilt [1]), an der hinteren Peripherie des Kernmembran angelangt ist, teilt es sich in zwei, später in mehrere kleine Körnchen, welche sich in einiger Entfernung von der Kernmembran in Form eines Ringes mit senkrecht zum Achsenfaden stehender Achse gruppieren. Der Ring besteht somit ursprünglich aus einzelnen Kügelchen, etwa wie ein Korallen-Armband, später wird ein geschlossener, zusammenhängender Ring daraus. S. Textfiguren II *b*, III *a*—*g*. Auch eine Platte oder ein

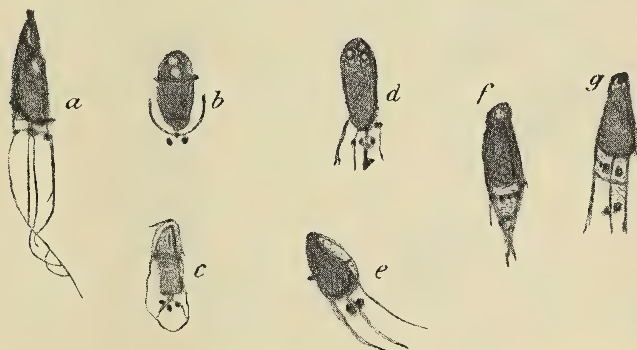


Fig. III *a*—*g*. Spermatiden des 4. und 5. Stadiums. Verschiedene Formen des Kopfes. Verschiedene Anordnung des vorderen Centrosoms, Teilung, Ringbildung; bei *g* auch das hintere Centrosom (?). *a* (Ok. 12) Chromatin sehr unregelmäßig, unsymmetrisch, bei *b*, *c*, *e* Ringbildung am Kopfe (Kernmembran), *b*—*g* Ok. 8, *a*—*f* Hämatoxylin-Eosin, *g* Heidenhain.

napfähnliches Gebilde, bestehend aus einer Platte, und Fäden, die nach dem Kernchromatin zu verlaufen, ferner eine Verdoppelung des Ringes habe ich gesehen (Figg. 3 *f*, 4 *b*, *e*, Tafel XIX; vergl. Meves, Fig. 14, Taf. VII, Arch. mikrosk. Anat., Bd. 50). Ob die Platte oder der Ring das Primäre, wage ich nicht zu entscheiden; Meves leitet den Ring für Salamandra aus einer Platte ab, ich möchte es für den Menschen umgekehrt machen, wobei zu bemerken wäre, daß aus der einen Platte später wieder zwei solche oder zwei Ringe würden. Das „vordere“ Centrosom oder richtiger das vordere in der Achse gelegene Kügelchen, welches wohl das ursprünglich hintere Centrosom darstellen dürfte (s. o.), der spätere vordere Endknopf des

1) Ich habe diese quer nebeneinander liegenden Teile der vorderen Centrosomen eine Zeit lang für das vordere und hintere Centrosoma gehalten. Vergl. S. 228 der vorigen Arbeit. Dies war, soweit ich jetzt sehe, ein Irrtum.

Achsenfadens, entschwindet sodann mit dem eingestülpten Teile der Kernmembran den Blicken, indem er von dem zusammengeschmolzenen Kern- (Kopf-)Chromatin verdeckt wird. Jedoch sah ich öfter, nicht axial, sondern peripher an oder neben dem Kopfchromatin, an dessen hinterer Peripherie, ein kleines Kügelchen von der Reaktion eines Centrosoms. Ob dies der vordere, seitlich verschobene Endknopf oder ein neues Gebilde ist, konnte ich nicht entscheiden. S. Textfigur III *c*, *d*, *f*, IV *b*?



Fig. IV.

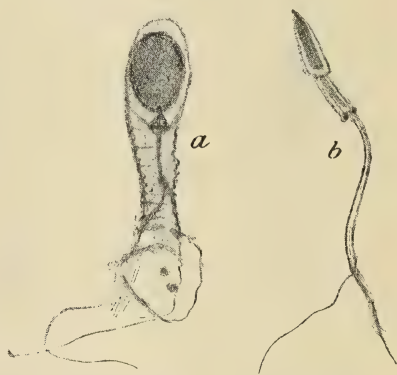


Fig. V.

Fig. IV *a—e*. 4. und 5. Stadium. Eigentümliches Verhalten der Centrosomen bei *b*, *c*, *e*; bei *d* Abhebung der Kernmembran am Kopfe (Kopfring?); bei *e* Achsenfaden mit Centrosomen (HEIDENHAIN).

Fig. V. Spermatiden resp. Spermatosomen des 5. (*a*) und 6. (*b*) Stadiums; *a* Ok. 12, *b* Ok. 8. HEIDENHAIN. *a* scheint die Anlage einer Riesenspermie zu sein; äußere Spirale des Mittelstücks, Fäden vom vorderen (Centrosoma) Ring zum Kopfchromatin; *b* hat zwei lange Fäden am Schwanze, Grenze gegen Mittelstück (Ring) deutlich.

Viertes Stadium: Weitere polare Streckung der Spermatide, Kopf- und Mittelstück-Anlage des Spermatosoms cylindrisch, Schwanzblase erreicht die Cylinderform, Entstehung eines knopf-, spulen-, knäuel-ähnlichen Gebildes („hinterer Knopf"). Verbindung zwischen dem vorderen Centrosom und seinen Derivaten mit dem Kopfchromatin. Zwei Fäden am hinteren Ende frei auslaufend. Argin in mehreren Partikeln. Taf. XIX, Fig. 3 *f*, Fig. 4 *b*, *a*, *c*, dann *d*, *e*, *f*, *g*, *h*.

Wie besonders die Figuren 4 *a*—*c* der Tafel XIX zeigen, verlängert und verdünnt sich die Schwanzblase und erreicht allmählich die Form eines Cylinders (4 *c*) und des hinteren Schwanz-

endes eines Urodels (4 *a*). Kopf und gleichfalls cylindrisch gewordene Mittelstück-Anlage sind gleich dick. Das hintere Centrosom, welches sich wahrscheinlich schon vorher (s. o.) in zwei Teile getrennt hat, wird zu einem ringähnlichen Gebilde, welches aber von Anfang an kompakter ist als der deutlich ein Lumen umschließende vordere Ring. Das hintere Gebilde scheint mehr ein Knäuel, vielleicht feinster Fädchen zu sein, und erinnert an eine Citrone, eine Spule, eine bipolare Ganglienzelle. Sehr bald stellt es sich schräg und dann longitudinal zur Achse oder dem Achsenfaden. Auf die Entstehung aus der Ringform scheint mir Fig. 4 *g*, Taf. XIX, hinzuweisen, wo man an den Konturen der Spule sechs feinste Körnchen in Ring- oder Oval-Anordnung sieht. Falls in diesem oder im vorigen Stadium (vergl. Fig. 4 *a*, *b*, *c*) eine Teilung des vorderen Ringes in zwei solche eintritt, dann hätten wir um diese Zeit drei Ringbildungen. Vergleiche für den hinteren Ring auch Fig. 1 *a*, Taf. XX, sowie für die Gebilde beider Centrosomen Fig. 1 *d*, für die vorderen 1 *g*, *h* ebendort.

Fünftes Stadium: Kopf des Spermatosoms dicker als die Mittelstück-Anlage. Schwanz-Anlage ist langgestreckt, mit spitzen Enden. Zwei Fäden im Mittelstück, spiralig umeinander geschlungen, weiter hinten frei auslaufend. Argin in einen Körper vereinigt. (Taf. XIX, Fig. 3 *a*—*g* außer *f*).

Infolge weiterer polarer Streckung des Spermatosoms und der Wanderung des hinteren Gebildes caudalwärts, wird die Mittelstück-Anlage verlängert und verjüngt, so daß jetzt dieser Abschnitt schon deutlich dünner wird als der Kopf. Der vordere — anscheinend doppelte — Ring behält seine Lage in einiger Entfernung vom hinteren Kopfende noch bei. Der axiale, stark tingierbare Faden wird doppelt, beide Fäden schlagen sich in einer (später in mehreren) Spiraltour umeinander, siehe besonders Fig. 3 *c* und *e*, Taf. XIX, ein Teil des Knäuels (Spule) wird zur Bildung oder Abgabe des Fadens verbraucht, ein anderer bleibt als kleines Körperchen übrig — bei Fig. 3 *c*, auch bei *e* sehe ich es noch. — Ueber die Ausbildung des hinteren Ringes an der hinteren Grenze des Mittelstückes s. u.

Das Mittelstück besteht jetzt aus den beiden axialen Fäden und ungefärbten feinen protoplasmatischen Fäden um diese herum — Körper des Mittelstückes — es fehlt noch die Hülle, d. h. die äußere Spirale. Der Kernsaft ballt sich im Kopfe zu einer Masse zusammen, welche an das vordere Kopfende tritt — soweit die Teile nicht schon dort lagen; später teilt er sich wieder.

Sechstes Stadium: Modellierung des Kopfes zur definitiven Form. Entstehung von Spiraltouren an seiner Oberfläche. Bildung von Spieß, Spitzenknopf, Kopfkappe? Centrale und periphere Spirale des Mittelstückes.

Die Entstehung von gedrehten (torquierten) Fäden und spiraligen Bildungen ist mechanisch leicht zu verstehen, wenn man eine in axialer Richtung nach vorn oder hinten und zweitens eine um die Achse drehende Kraft annimmt. Man denke nur an die Herstellung von Bindfäden und dergl. beim Seiler: derselbe geht — rückwärts — in axialer Richtung, während der Faden durch die Drehungen des Rades um seine Achse gedreht wird. Daß die Centrosomen Bewegungen in axialer Richtung ausführen, wissen wir ja. Daß sie sich dabei aber auch um diese Achse drehen, ist neu. Daß lebende Spermien sich um ihre Achse drehen, habe ich 1891 mit Bestimmtheit beobachtet und mitgeteilt [1]). Auch für die entstehenden Samenkörper habe ich wiederholt darauf hingewiesen, daß sich hier Spiralen allmählich entwickeln. Die Spiraltouren am Kopfe können nur von der Kernmembran herrühren. Ob diese hier erhalten bleibt oder etwa vorn an der Spitze einreißt, habe ich nicht sicher feststellen können, meine aber jetzt, daß sie erhalten bleibt. Selbstverständlich kann sie nicht eine vor ihr gelegene, vom Protoplasma der Spermatide (oder Sertoli'scher Zellen?) herstammende Kopfkappe miteinhüllen, wie man einen Satz meiner letzten Arbeit [2]) mißverstehen könnte. Von einer Kopfkappe ist übrigens in diesem Stadium beim Menschen selten etwas deutlich zu sehen, Figg. 5*a*, *b*, vergl. Taf. XIX. Ob bei 5*f* das Gebilde eine Kopfkappe darstellt oder hervorgepreßten Kerninhalt, konnte ich nicht sicher entscheiden.

Das Mittelstück entsteht aus folgenden Teilen:

---

1) Verhandlungen der Anat. Gesellsch. München 1891, S. 161: . . . „Dreht sich das Spermatozoon dabei um seine eigene Längsachse, hierbei wirkt . . . der Spiralsaum als Schraube oder Bohrer. . . . So sieht man oft Spermatozoen, die sich in einem fort um ihre Längsachse drehen, während andere lange Zeit dem Beschauer dieselbe Seite zuwenden und dann gelegentlich einige Drehungen erfahren.

2) Arch. für Anat. 1897, Suppl., S. 228, Z. 9 v. u. Dort waren die Worte „ganz vorn die rudimentäre Kopfkappe“ nachträglich eingefügt worden, so daß sich die Worte „das Ganze“ ursprünglich nur auf „Chromatin und die hellere Partie mit einem oder mehreren Arginkörpern“ bezogen und beziehen sollten.

a) den Abkömmlingen der beiden Centrosomen, soweit sie nicht in die Kopfanlage wandern (Endknopf);
b) den centralen, stark tingierbaren Fäden (vordere Teile von Achsenfaden und Randfaden);
c) den peripheren, nicht oder nur schwach färbbaren Fäden, welche den eigentlichen Körper des Mittelstückes darstellen;
d) einer Hülle, die schließlich Spiraltouren bis zu sechs (sieben?) besitzt.

Die Wanderung des hinteren Ringes oder der vielleicht nur zeitweise oder scheinbar aus ihm entstehenden anderen Formen habe ich nur bis zur hinteren Grenze des Mittelstücks verfolgen können.

Daß es sich im Mittelstück wie im Schwanze des Spermatosoms der späteren Stadien und der Spermie um zwei centrale Fäden handelt, von denen einer als eigentlicher Achsenfaden — oder vielleicht besser „Hauptfaden" — in den Schwanz übergeht, während der andere den Randfaden oder Nebenfaden des Schwanzes darstellt, zeigen schon Bilder aus früheren Stadien, so die Figg. 3 *c* — wo die beiden Fäden im Bereiche des Mittelstücks je eine ganze Spiraltour umeinander machen — 3 *e*, wohl auch 3 *d*, — ferner 4 *f*, 4 *h* der Tafel XIX, — sodann Fig. 1 *a*, 1 *h*?, 1 *l*? auf Taf. XX.

Die allmähliche Entstehung der äußeren Spirale ist auf den Abbildungen der Fig. 5, Taf. XIX, leicht zu ersehen. Siehe auch Figuren-Erklärung.

Man vergleiche nun hierzu die Figg. 1 *k* und 1 *i*, Taf. XX. Das sieht doch so aus, als wenn ein kleiner Körper vom Kopfe aus rückwärts laufend sich um den Achsenfaden herumschlingt und dabei kleiner wird, denn bei *k* mit zwei Windungen ist er noch etwa doppelt so groß als bei *i* mit vier Windungen. Die stark gefärbten centralen Fäden dieser Figuren scheinen doch mit den viel zarteren peripheren Spiraltouren nichts zu thun zu haben. Man vergleiche hierzu Fig. 39 von Meves (Taf. VIII, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50), wo ein dünner Randfaden sich von dem Hauptfaden nicht nur bis an, sondern bis über die Peripherie (Kontur) des Mittelstückes — nach meiner Auffassung — abhebt. Daß der Körper, oder die sog. protoplasmatische Hülle des Mittelstückes aus dem Nebenkörper und dieser aus den Spindelfäden entsteht, ist wohl kaum mehr zu bezweifeln. Die beiden Ringe mit diesen Fäden zusammen erinnern stark an die bei der Karyokinese von Pflanzenzellen statt

der Spindeln so weit verbreitet vorkommenden cylindrischen und tonnenähnlichen Bildungen.

Der vordere Ring entschwindet ebenso wie das vordere Knöpfchen gewöhnlich vollständig den Blicken. — Bei der Spermie werden wir aber ihre Spuren wiederfinden; ob der hintere Ring als hintere Grenze des Mittelstückes erhalten bleibt, oder ob der dort befindliche Ring mit der letzten Spiralwindung der Kernmembran, also der Hülle, identisch ist — oder ob beide Gebilde hier verschmelzen, kann ich zur Zeit nicht angeben.

Siebentes Stadium: Das fertige Spermatozoon oder die Spermie. Taf. XX, Fig. 5 *a*, *b*, *c*, *e*.

Meine früheren Angaben (1891) habe ich nach einigen Richtungen hin zu vervollständigen, z. T. auch zu berichtigen. Ueber den sog. „Spieß" habe ich mich schon neulich ausgesprochen. Ich muß nochmals darauf hinweisen, daß ein embryonaler Spieß auch beim Menschen vorhanden ist, daß er aber bei der reifen Spermie, selbst als weiche protoplasmatische Bildung — Reste der Kopfkappe — nicht konstant zu sein scheint. Die von mir gezeichneten Exemplaren Fig. 5 *a*, *b*, *c*, *e*, Taf. XX, zeigen nur Andeutungen von Kopfkappe. Der Protoplasmamantel des Kopfes war bei 5 *a* mit Okular 12 sehr deutlich, bei *b*, *c*, *e* (Okular 8) nicht.

Das Endknöpfchen des Achsenfadens ist bei frischen Exemplaren im Kopfe nicht sichtbar, wenigstens nicht ohne besondere Hilfsmittel — aber bei deren Anwendung hört dann die Frische schon aus zeitlichen Gründen, auf. Nachweisbar ist es, wie ich früher gezeigt habe (vergl. Ballowitz). Die hier im Kopfe sichtbaren kleinen runden Körper sind die sog. Arginkörper, Vakuolen der Autoren, bei 3 Exemplaren doppelt vorhanden.

Die Querstreifung am hinteren Kopfende ist vielleicht mit dem vorderen Ringe, der sich ja in zwei teilt, in Verbindung zu setzen?

Die äußere Spirale des Mittelstückes habe ich wiederum bei ganz frischen, lebenden, lebhaft sich bewegenden Exemplaren gesehen, die Zahl der Windungen belief sich auf 5—6. Auch der hintere Ring ist stets deutlich zu sehen.

Am Schwanze ist die Zahl der Spiralen hier lange nicht so bedeutend, wie ich früher angegeben und abgebildet hatte (etwa 50). Wiederholte Untersuchungen haben ergeben, daß die Zahl der Windungen außerordentlich schwankt, und zwar derart, daß gar keine solchen vorhanden sein können, im anderen Extrem

über 50. Der Schwanz der menschlichen Spermie besitzt nämlich, wie die Abbildungen deutlich zeigen, besonders Fig. 5 *c* (Taf. XX), einen Protoplasmasaum, der dem der Amphibien nicht unähnlich ist, zwischen dem Achsen- oder Hauptfaden und dem Randfanden.

Die verschiedene Zahl der Spiraltouren, welche der Randfaden beschreibt, rührt nun einfach von der größeren oder geringeren Anzahl von Drehungen ab, welche die Spermie vollführt, oder mit anderen Worten, von ihrem Alter und der Länge des Weges, welche sie von ihrem Entstehungsorte aus zurückgelegt hat. Es soll aber natürlich nicht behauptet werden, daß jede Drehung der Spermie eine neue Spiraltour hervorbringt, sondern die Sache wird wohl sich so verhalten, daß immer wiederholte Drehungen schließlich eine Fixierung der Spiraltouren herbeiführen, wie man dies leicht an beliebigen Fäden bemerken kann, die sich bis zu gewissem Grade wieder aufdrehen, schließlich aber die Drehungen beibehalten. Man vergleiche die bekannten Drehungen der Nabelschnur, welche auch in der Zahl sehr schwanken.

Die fester gedrehten, also die älteren, Spermien werden ceteris paribus wohl schneller vorwärtskommen und die Zona pellucida besser durchbohren, als die jüngeren, weicheren Gebilde.

Am hinteren Ende des Schwanzes sah ich jetzt bei ganz frischen Exemplaren eine einfache Spitze (bei 5 *e* etwas stumpf), ohne Fäden oder Protoplasmaklumpen.

Ueber die absolute Größe der Spermien s. u. Nebenform. Versuchen wir zum Schlusse, uns über den Sinn der Umwandlungen, welche die Spermatide durchmacht, klar zu werden. Die Gesamtheit der Vorzüge kann, meine ich, verstanden werden, wenn wir sie nach zwei Richtungen hin auffassen:

Erstens liegt hier — hinsichtlich der inneren Vorgänge — gewissermaßen der Versuch einer weiteren Zellteilung vor; dieser Versuch mißglückt zunächst, er wird zum Stillstand gebracht, bis die Spermie in das Ei eingedrungen ist.

Zweitens handelt es sich um die Anpassung der äußeren Form der Zelle an die Aufgabe, das Ei zu erreichen und in das Innere desselben einzudringen, um die Ortsbewegung.

Ein Vergleich der Erscheinungen bei der inneren Umwandlung der Spermatide mit jenen der Karyokinese lehrt folgendes:

Bei der Zellteilung ballt sich die chromatische Substanz des Kerns in mehrere (abgesehen von Ascaris megalocephala univalens)

Chromosomen zusammen (4, 6, 8 etc.), hier in schließlich einen Chromatinklumpen, —

dort wie hier sind zwei Centrosomen vorhanden, —

dort wie hier wandern die Centrosomen von außen her nach der Kernmembran hin, —

dort wird die Kernmembran zerstört, aufgelöst, — hier bleibt sie erhalten, —

dort dringen deshalb die Centrosomen durch die Peripherie in das Kern-Innere ein, hier erfolgt eine Einstülpung, —

dort wie hier bilden sich Fäden vom Centrosoma zum Chromatin, —

bei beiden Vorgängen bilden sich centrale und periphere Spindelfasern aus, —

bei der Spermatide werden dann ein oder zwei Fäden (Spindel, Protoplasma?) vom Centrosoma angezogen und festgehalten, nach außen entsandt (Schwanzfäden).

Schließlich setzt sich hier die ganze Zelle in Bewegung, wir haben also hier eine Kytokinese, Bewegung der ganzen Zelle, gegenüber der Karyokinese oder den Bewegungen der einzelnen Teile.

Die Anpassung der äußeren Form der Spermatiden an die Ortsbewegung der Spermie, am ihre Aufgabe, nicht nur das Ei, sondern das Innere des Eies zu erreichen (Spirale, Schraube, Bohrer, Zuschärfung des vorderen Endes), braucht ja nicht näher erläutert zu werden. Diese Dinge liegen auf der Hand, bieten aber gewiß bei eingehenderen Vergleichen zwischen der Form der reifen Spermie und den Außenverhältnissen des Eies noch eine Fülle interessanter Details und allgemeiner Gesichtspunkte.

Das Obige möchte ich nur als einen schwachen Versuch zu einer Theorie der Spermatogenese angesehen wissen.

III. Die Nebenform der Spermatosomen und Spermien.

Unter Hinweis auf die Litteraturübersicht, wo ich über eigene frühere Mitteilungen berichtet habe, auf die bereits vorläufig publizierten Skizzen von Monotremen und Beuteltieren (Anat. Anz., Bd. 13, S. 564 ff.), denen bald die im April 1896 auf der Anatomenversammlung in Berlin gezeigten Abbildungen in einer Reihe von lithographischen Tafeln folgen sollen (Jenaische Denkschriften),

möchte ich hier nur zusammenstellen, was ich beim Menschen neuerdings von der Nebenform beobachtet habe.

Man betrachte zunächst die Fig. 21—24, Taf. X der vorigen Arbeit, ferner Fig. 2—5, Taf. XVIII, Fig. 1 *b*, *c*, *n*; Fig. 2 *a*, *e*, *f*, *h*; Fig. 3 *a*, *c*; Fig. 4 *a*, *b* und 5 *d* der Tafel XX dieser Mitteilung.

Es handelt sich um Bildungen, welche einem Endknopf mit Schwanzfaden, gelegentlich mehreren Fäden sehr ähnlich sehen, die ich auch bei der ersten Begegnung (Monotremen, Beuteltiere) für separat angelegte Schwänze nebst Endknopf („Kirschen") angesprochen habe und die ich auch heute noch nicht immer sicher zu unterscheiden imstande bin. Die Größe des Knopfes oder Kopfes ist verschieden, ebenso ist die Reaktion gegen Farbstoffe nicht immer dieselbe, sie scheinen erst von einer gewissen Größe an färbbar zu sein, auch bei M. Heidenhain's Verfahren ist eine sichere Differentialdiagnose gegen Centrosomen mir nicht immer gelungen.

Von den auf den genannten Figuren wiedergegebenen Bildungen halte ich einen Teil für die Nebenform, einen anderen für eventuell durch den Schnitt oder sonstwie abgetrennte Schwänze der Hauptform — bei anderen bin ich zweifelhaft.

Für Exemplare der Nebenform (Spermatosomen-Stadium derselben) halte ich folgende:

a) in Fig. 21, Taf. X des Archivs (Suppl.) 1897 die ganz kleinen Formen rechts, 3 oder 4, ungefärbt, die beiden mit größeren rosa Knöpfen über der Mitte,
b) Fig. 22 ebenda, mit rosa Knopf,
c) Fig. 2, Taf. XVIII, über der Mitte, 5 oder 6 Exemplare
d) Fig. 3 ebenda, links-oben im Lumen frei, mit dem Kopfende nach dem Lumen gerichtet, ferner etwas über der Mitte der Figur,
e) Fig. 4 einige sicher — andere zweifelhaft,
f) Fig. 5 wohl nur links unten,
g) Taf. XX, Fig. 2 *e*, *f*, *h*,
h) ebenda, Fig. 3 *a* (s. u.).

Das entwickelte oder Spermien-Stadium der Nebenform habe ich Fig. 5 *d*, Taf. XX, lebend (in Bewegung) gezeichnet.

Zweifelhaft, ob Nebenform oder Schwänze (Teile) der Hauptform, erscheinen die Exemplare:

a) Fig. 21, Taf. X (Archiv), rechts-unten von den sicheren, links von den ganz kleinen Nebenformen,

b) Fig. 4, Taf. XVIII, in der Mitte unten,

c) Taf. XX, Fig. 1 *b*, 1 *n*??,

d) ebenda Fig. 2 unter *a*.

Für Schwänze oder Centrosom mit Achsenfaden der Hauptform halte ich:

a) Fig. 23, Taf. X (Archiv),

b) ebenda Fig. 24, ganz links, über 23,

c) Taf. XVIII, Fig. 5, 3 Exemplare.

Ueber die Entstehung der Nebenform habe ich bereits Angaben für Monotremen und Beuteltiere gemacht. Wohl bewußt, daß man sich hüten muß, wie es v. Ebner lange Zeit für die Hauptform gethan, die in dem Protoplasma der Sertoli'schen Zellen steckenden, in dasselbe eingedrungenen oder eingebetteten Gebilde als aus oder in, von dem Protoplasma dieser Zellen entstanden anzunehmen, glaube ich doch bei den genannten niedrigsten, ferner bei höheren Säugern und dem Menschen eine Bildung kleiner zellenähnlicher Körper, die ich mit Scheiben oder Kokarden verglichen habe, haben feststellen zu können. Solche Körper, die ich als Zerfall- oder Teilungsprodukte der Sertoli's ansehen muß, liegen sowohl nahe der Wand wie mitten zwischen den eigentlichen Samenzellen und gelegentlich in größeren Mengen am freien Rande, am Lumen, oft massenhaft zwischen den Spermatiden und den Umwandlungstadien.

Ich verweise für den Menschen auf folgende Figuren:

a) Fig. 21, Taf. X (Archiv), ganz unten, an der Wand,

b) ebenda Fig. 24, besonders rechts-unten,

c) Taf. XVIII, Fig. 2, nahe dem Lumen,

d) ebenda Fig. 4, oben, nahe der Wand,

e) Taf. XX, Fig. 3.

In diesen kleinen, in der optischen Ebene als Scheiben oder Kokarden erscheinenden Körpern, die ich als echte Zellen mit Kern anzusprechen genötigt bin, tritt gelegentlich ein Nebenkörper auf, in Gestalt eines hellen Bläschens, wohl eine Vakuole. Von dem leicht färbbaren Kern aus entsteht ein Schwanzfaden ohne Protoplasmahülle, soweit ich sehe.

Diese Fig. 3 *a*, Taf. XX dargestellten drei Entwickelungsstufen, die auch stetig zunehmende Größe zeigen, sind mit denen der Hauptform selbst für minder Geübte doch nicht gut zu verwechseln, sie erinnern dagegen an manche Abbildungen von anderen, besonders wirbellosen Tieren. Ich finde solche Figuren als Skizzen oder genau ausgeführt schon in meinen Notizen von 1891 vor. Man

vergleiche übrigens auch von Ebner's Fig. 21, Taf. XVI im Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 31.

Das Größenverhältnis der Haupt- und der Nebenform ist aus den mit Prisma gezeichneten Abbildungen leicht ersichtlich, vergl. Tafelerklärung, wo die Okulare (es handelt sich nur um 8 oder 12) angegeben sind.

Der Kopf eines frischen Exemplars der Hauptform mißt etwa 5,2—5,8 μ in der Länge und 3,7—4,9 in den beiden, bekanntlich verschiedenen Dickendurchmessern, der birnförmige Kopf der Nebenform ist nur etwa 3,2 μ lang (die hintere Spitze mitgemessen) und in maximo 1,6 oder 1,7 μ dick. Kopf, Hals, Mittelstück und Schwanz zusammen messen, die sichtbaren Schlängelungen mitgemessen, bei der Hauptform 61 μ — wovon auf Mittelstück und Hals, soweit sichtbar, 5—5,5—5,7 μ kommen — die hier abgebildete Nebenform mißt im Ganzen 34,3 μ, es giebt aber noch kleinere Exemplare. Hals oder Mittelstück sind hier ebensowenig nachweisbar, wie besondere Bildungen im Kopfe oder Schwanze. Das hintere Schwanzende lief spitz zu und war umgeschlagen.

Interessant scheint mir noch ein Vergleich der Größe zwischen den Spermatosomen der Stadien 5 und 6 gegenüber der reifen Spermie (Hauptform). Dort fand ich die Länge des Kopfes zwischen 6 und 7 μ, mit dem Spitzenknopf immer 7 μ, die Dicke dagegen nur 3—4 μ. Obwohl die Wirkung der Reagentien in Betracht zu ziehen ist, habe ich doch den Eindruck gewonnen, als wenn die Köpfe der menschlichen Spermien bei der Reifung schließlich wieder etwas kürzer und dicker würden.

Die Nebenform scheint dagegen langsam aber stetig zu wachsen.

Eine Vergleichung der für den Menschen und für andere Wirbeltiere oder Wirbellose festgestellten Thatsachen der Spermatogenese gedenke ich in dem April 1898 auf der Anatomen-Versammlung in Kiel zu erstattenden zusammenfassenden Referate zu geben. Dort soll auch auf die Lücken unserer Kenntnisse und auf eine Reihe von neuen Fragen hingewiesen werden, welche sich nach der, wenn auch vielfach noch unvollständigen Lösung älterer ergeben.

Wenn ich zum Schlusse noch einen Wunsch aussprechen darf, so ist es der nach einer Verbesserung nicht der Färbe- und

Differenzierungstechnik, sondern der planimetrischen und körperlichen Darstellung der genau unter dem Mikroskope gesehenen Dinge. Betreffs der planimetrischen Darstellung würde es mein Ideal sein, wenn wir eine große Reihe von Photogrammen anfertigen könnten, welche man dann durch den elektrischen Schnellseher lebendig machen könnte, und so eine wirkliche Entwickelung, ein wirkliches Wachstum, Werden und Vergehen der Teile, wirkliche Formveränderungen und Bewegungen vor sich hätte. Auch für die Befruchtung des Eies und für die Embryologie der späteren Stadien müßte so etwas außerordentlich anschaulich wirken. Die Bilder brauchten ja gar nicht direkt nach der Natur, sondern könnten nach Zeichnungen oder dergl. photographiert sein. Vielleicht könnte ein Schnellsehapparat an einer der größeren Anstalten Deutschlands eingerichtet werden; die dazu erforderlichen Bilder zu liefern, würde wohl viribus unitis möglich sein.

Ein anderer Gesichtspunkt führt uns zu der ja schon so vielfach geübten Modellierung. Da es sich aber bei der Spermatogenese nicht allein um die äußere Form, sondern vor allem um innere Strukturen handelt sowie aus anderen Gründen werden wir wohl mit den üblichen Modellierungsmethoden, vor allem dem bisherigen Material nicht viel erreichen. Hier kann wohl nur Glas in Betracht kommen. Vielleicht gelingt es der ja jetzt gerade in Thüringen, zumal hier in Jena so in Aufschwung gekommenen Glastechnik, ein Material zu schaffen, welches zwar die Durchsichtigkeit des Glases, aber nicht seine Sprödigkeit und seinen hohen Schmelzpunkt besitzt?

Jena, im September und Dezember 1897.

Erkärung zu den Tafeln XVIII—XX.

Alle Präparate stammen, mit Ausnahme von Fig. 5, Taf. XX, von dem 23-jährigen Enthaupteten Vo . .

Abgesehen von den Fig. 2—5 der Taf. XVIII, welche vom Lithographen Giltsch gezeichnet sind, rühren alle Abbildungen auf den Taf. XVIII—XX vom Verf. her. Sämtliche Figuren sind mit Zeiss homogene Immersion, Apochromat 2 mm BW., Apertur 1,40, Tubuslänge 160 mm, Kompensations-Okularen 8 und 12 und Zeichenprisma aufgenommen. Vergrößerung 1226- oder 1839-fach.

Fixierung mit Sublimat-Essigsäure. Behandlung der Schnitte mit Hämatoxylin-Eosin und nach M. Heidenhain. Dicke der Schnitte 5 μ.

Tafel XVIII, Fig. 1—5.

Fig. 1. Teil eines Querschnittes durch ein Hodenkanälchen des 23 jährigen Enthaupteten Vo . . nebst benachbartem interstitiellen Raume. Oben Wand eines anderen Kanälchens.

i Interstitieller Raum, *L* Inneres des Kanals.

Das hier zum kleinen Teile gezeichnete Kanälchen war vollgefüllt mit Spermatogonien, Spermatocyten und Sertoli'schen Zellen. Spermatiden und Spermatosomen fehlen! Die Wand erscheint am linken, hier wiedergegebenen Rande wie aufgelöst, so daß die einzelnen Schichten nicht erkannt werden konnten. An den übrigen Stellen ist die Wand in den Einzelheiten ebenso deutlich wie die des am oberen Rande der Figur gelegenen anderen Kanälchens.

Bei * wandert eine Sertoli'sche Zelle durch die Wand. Rechts daneben sind zwei oder drei interstitielle oder mit Krystallpartikeln beladene Zellen soeben durchgewandert — die letzte, unterste, noch nicht vollständig — darüber befindet sich noch eine solche ganz große, gleichfalls mit Krystallpartikeln erfüllte Zelle. Diese Zellen sind die einzigen unter mehr als hundert auf dem gesamten Querschnitt des Kanälchens, welche Krystalle tragen (Krystallophoren). Alle anderen Zellen, Spermazellen und Sertoli's, sind frei von Krystallen. Eine große interstitielle Zelle mit Krystallen und mehrere ohne solche zwischen den Kanälen (*c*). Hämatoxylin-Eosin. Okular 8. Vergrößerung 1226-fach.

Fig. 2. Aus einem Querschnitt eines sehr dünnwandigen Hodenkanälchens; die Wandung, Spermatogonien, Spermatocyten, Spermatiden, Sertoli's skizziert; genau ausgeführt: in Bildung be-

griffene Spermatosomen, zwischen diesen die scheibenähnlichen Bildungen („Kokarden"), ferner einzelne Exemplare der „Nebenform" oder durch den Schnitt abgetrennte Schwänze bezw. Achsenfäden mit Centrosomen? Okular 8.

Fig. 3. Teil des Querschnittes eines Hodenkanälchens mit sehr dicker Wandung. Sertolis genau ausgeführt. Das Protoplasma derselben erscheint in Auflösung begriffen; in demselben, sowie frei im Lumen links-oben ein Exemplar der „Nebenform", mit dem Knopfe (Kirsche) nach dem Lumen zu gerichtet. Oben-rechts Spermatosom, Hauptform.

Fig. 4. Aus dem Querschnitt eines Kanälchens mit dünner Wand. Zerfallende Sertoli's. Nahe der Peripherie scheibenähnliche Körper (Kokarden), weiter nach innen, links-unten dieselben mit Fäden, ferner die ausgebildete Nebenform.

Fig. 5. Aus dem Lumen eines Kanälchens. Bilder, welche das Eintreten einer „Kirsche" in die Spermatiden vortäuschen. Entscheidung, ob es sich um die „Nebenform" oder um Achsenfäden handelt, kaum möglich.

Tafel XIX, Fig. 1—5.

Umwandlung der Spermatiden in Spermatosomen. Erstes bis sechstes Stadium [1]).

(Fig. 1—5 entsprechen den Text-Fig. II—VI auf S. 225 und 226 des 7. Beitrages zur Spermatologie: Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abtlg., Suppl.-Bd., 1897.)

Fig. 1. *a*, *b*, *c*, *e*, *f* Spermatiden.

a, *e*: Erstes oder Ruhestadium.

c, *f*, *b*: Zweites Stadium, polare Streckung etc.

a: Kugelige Spermatide, *NK* Nebenkörper. Zwischen *a* und *b* ein weit entwickeltes Spermatosom.

e: Im Cytoplasma der Spermatide ein rhombischer Körper *Kr*, wohl ein Krystall?

c: Ungleichmäßige Verteilung des Chromatins im Kern, stärkere Anhäufung am rechten Rande des Kerns, Beginn der Bildung des Kopfchromatins (Kopfpols). In der Mitte des Kerns: Kernkörperchen (?). Neben *c* ganz links: angeschnittenes Spermatosom (Kopf, Centrosom) dazwischen?

f: Im Beginn der polaren Streckung befindliche Spermatide; rechts der ovoide Kern, nahe dessen hinterem Pole die beiden Centrosomen (*CK*).

---

1) Die Gruppierung und Reihenfolge der Figuren ist aus äußeren Gründen dieselbe geblieben, wie in den Autotypien der vorigen Arbeit (Archiv f. Anat. u. Entw., 1897, Suppl.). Diese Anordnung stammt aus dem Juli 1897 und entspricht nicht gerade der zeitlichen Reihenfolge der Entwickelung. Vergl. besonders Fig. 3 und 4! Eine fortlaufende Entwickelungsreihe der menschlichen Spermatide bis zur Spermie gedenke ich auf der 12. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft (Kiel, April 1898) zu geben.

b: Noch länger ausgezogene Spermatide, *A* Arginkörper, darunter ein Centrosom mit einem Stück Achsenfaden; rechts der Kern mit randständigen Chromatinkörnern. Cytoplasma etwas schattiert, um *A* besser zu zeigen.

d: 2 scheibenähnliche Bildungen („Kokarden"), von der einen (links) geht ein Fädchen aus in einen sackähnlichen Anhang.

Zeitliche Reihenfolge: *a*, *e*, *c*, *f*, *b*.

Fig. 2 *a*—*f* und Fig 3 *h*. Drittes Stadium: Hervortreten des Kopfes. Form der Chianti-Flasche (Dudelsack).

Abgesehen von *a* ist in allen Exemplaren bereits der Achsenfaden zu erkennen.

Entstehung des Achsenfadens und des „Randfadens" von den Centrosomen aus, Wanderung der Centrosomen nebst den Fäden bis an die Kernmembran, Befestigung an derselben, Entsendung feinster Fäden bis zum Kern-(Kopf-)Chromatin. Einstülpung der Kernmembran.

Bildung des vorderen Ringes von dem vorderen Centrosom aus.

Bei *a*, *e* und *f* eine kleine Spitze vorn am Kopf, bei *c* ein kleines Körperchen nahe dem vorderen Kopfende im Argin. Verschiedene Formen des chromatischen und hellen (Argin-)Anteils des Kopfes.

Zeitliche Reihenfolge: 3 *h*, dann 2 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*.

Fig. 3 *f* und Fig. 4. Viertes Stadium. Bei *a* und *b* noch nicht deutlich, bei *c*—*h* leicht erkennbar die Entstehung eines knäueloder spulenähnlichen Gebildes, das etwas an eine bipolare Ganglienzelle erinnert („hinterer Knopf").

Bei *c* ist der zweite Faden schon deutlich erkennbar.

Fig. 3 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *g* (*h* s. o. bei 2). Fünftes Stadium. Das vordere Centrosom ist noch ringförmig. Hier und Fig. 4 sieht man den vorderen Ring bei Einstellung auf seinen in der optischen Ebene gelegenen Durchmesser in Gestalt zweier kleiner Kreisdurchschnitte (Punkte): *a*, *b*, *c*, — bei hoher Einstellung oder etwas Drehung der Schraube als Linie oder Kombination beider Figuren: *d* *e*, *f*.

Bei *a* undeutlich, bei *c* und *d* deutlich ein zweiter Faden neben dem Achsenfaden, spiralig um diesen geschlungen.

Fig. 5 *a*—*f*. Sechstes Stadium der Umwandlung. Bildung des embryonalen Spießes und des Spitzenknopfes, Auftreten der Spirale des Mittelstückes. Embryonaler Spieß bei *a* (undeutlich), *e* und *b*, Spitzenknopf bei *a*, *b*, *d* (*f*?). Spirale des Mittelstückes mit 2–3 Windungen bei *e*, 4 Windungen bei *b*, 5 Windungen bei *c*, 5—6 Windungen bei *d*, 6 Windungen bei *f*.

Zeitliche Reihenfolge: *a*, *e*, *b*, *c*, *d*, *f*.

Tafel XX, Fig. 1—5.

Spermatosomen des 4.—6. Stadiums; Nebenform („Kirschen"); scheibenähnliche Bildungen („Kokarden"); eigentümliche Zerfallserscheinungen an den Sertoli's.

Fig. 1. Viertes Stadium der Spermatosomenbildung: *g*, *h*, *l*? Fünftes Stadium: *a*, *c*, *d*, *n*?

Sechstes Stadium: *e*, *f*, *i*, *k*, *b* „Kirsche“? oder hinterer Knopf mit Faden? Vergl. *c*!

An *e* und *f* undeutlich, sehr deutlich bei *k* und *i*: Spirale des Mittelstückes, 2 Windungen bei *k*, 3—4 Windungen bei *i*.

An *i* und *k* ferner: embryonaler Spieß bez. Spitzenknopf.

h und *l* Ok. 12 (1839); die anderen Ok. 8 (1226).

Fig. 2. Haupt- und Nebenformen der Spermatosomen in situ nebeneinander. Ocular 12 (1839). *a*—*d* und *g* Hauptformen, zweites Stadium. Links von *a*, bei *e*, *f*, *h* (oben am Rande der Tafel) „Nebenformen“ oder „Kirschen“ — die Körper neben *a* und *h* haben Aehnlichkeit mit dem vergrößerten zweiten Centrosom, die Gebilde bei *e* und *f* weniger. Vergl. Fig. 2—5 der Tafel XVIII.

Fig. 3 zeigt die scheibenähnliche Gebilde, u. a. in situ bei *a* ein gewöhnliches, eines mit hellem und dunklem (Kern) Innenkörper und eines mit diesen beiden und einem Faden: Entwickelungsstadium der Nebenformen bei *c* mehrere gewöhnliche „Scheiben“, *b* Spermatosoma Hauptform (Kopf), *d* Kern einer Sertoli’schen Zelle, *W* Wandung des Kanälchens (skizzirt).

Fig. 4. Skizzirt: *W* Wandung, *c* Spermatosomenkopf, *a* und *b* Sertoli’sche Zellen mit dunklen Innenkörpern (Kerne?), sowie Fäden, welche zum Teil von diesen Körpern ausgehen (Nebenform?).

Fig. 5. Siebentes oder Endstadium der Spermatogenese: reife „Spermatozoen“ oder „Spermien“ aus dem serösen, an Samenkörpern reichen, an Schleim und sonstigen Beimischungen armen Teile des Ejakulats (Mann in den vierziger Jahren).

a ganz frisch, lebend, in Bewegung, vitale Methylenblaufärbung. Wegen der Bewegungen des Schwanzes war eine genaue Zeichnung nur bei Kopf und Mittelstück möglich. An der Grenze zwischen Mittelstück und Schwanz ein Stück Achsenfaden sichtbar. Am Mittelstück 4—5 periphere Windungen. Querstreifung am Kopfe frisch nicht oder „kaum“ sichtbar. Okular 12. Vergrößerung 1839-fach.

b und *c* nach 24 Stunden in Kochsalz und Methylenblau: Spirale des Mittelstückes, „Spiralsaum“ des Schwanzes (s. Text), bei *c* und *e* Grenze zwischen Hals und Mittelstück erkennbar. Mittelstück von *c* hat 5 Windungen. Hinterer Teil des Kopfes blau gefärbt, vorderer hell.

d Nebenform, frisch, dann mit Methylenblau (vital) gefärbt.

b—*d*: Okular 8, Vergrößerung 1226-fach.

Die Zeichnungen sind — mit Ausnahme der aus dem Frühjahr 1896 stammenden Figg. 2—5 der Taf. XVIII — sämtlich im Juli 1897 ausgeführt worden.

Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden.

Von

Dr. phil. K. Hescheler,

Assistent am zool. Laboratorium beider Hochschulen in Zürich.

Hierzu Tafel XXI—XXVI.

II. Teil.

Histo- und organogenetische Untersuchungen.

Im Anschluß an die in der Jenaischen Zeitschrift, Bd. XXX, publizierte Arbeit: „Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden" (96) sollen hier von demselben Gegenstand einige histo- und organogenetische Fragen besprochen werden; dabei handelt es sich bloß um Regenwürmer, bei denen nach Verlust weniger vorderster Segmente, fast durchweg der 5 ersten, die Regeneration eingetreten war. Diese Beschränkung der Untersuchung auf Objekte, bei welchen die Anfangsbedingungen für die regenerative Thätigkeit ungefähr gleiche sind, erscheint bei der großen Variation des Verlaufes der Regeneration durchaus zweckmäßig. Wie ein Vergleich mit den Resultaten Rievel's zeigen wird, ist die Neubildung des Kopfes je nach der Größe des entfernten Stückes sehr wenig übereinstimmend. Daneben haben wir ja auch bei dieser Beschränkung noch mit anderen Faktoren zu rechnen, die einen Unterschied zum mindesten in der Geschwindigkeit des Verlaufes der Regenerationsvorgänge bedingen, so mit der Jahreszeit, der Temperatur, dem Alter der Tiere etc. (siehe darüber den ersten Teil).

Bei diesen Untersuchungen kann einzig mit Hülfe von Schnittserien ein ordentliches Resultat erzielt werden; eine Beobachtung des lebenden Objektes oder des in toto präparierten unter Beiziehung von Quetsch- und Macerationspräparaten wird hier nie-

mals ausreichen. Es wurden im ganzen 97 regenerierte Vorderenden von Regenwürmern in Schnitte zerlegt; von diesen waren die jüngsten Stadien $^1/_2$ Stunde nach der Operation, das älteste 9 Monate danach fixiert worden. Die meisten und speciell diejenigen, welche bei den zu besprechenden Fragen in Betracht kommen, beziehen sich auf Regenerationsstadien von 24 Stunden bis zu 30 Tagen. $^2/_3$ der Objekte gehören zu Allolobophora terrestris Sav., die übrigen zu Lumbricus herculeus Sav. und All. caliginosa Sav., ganz wenige zu All. foetida Sav. und L. rubellus Hoffm.

Die Tiere wurden mit Alkohol betäubt, in der Weise, daß in eine Schale, in der sie sich in ziemlich wenig Wasser befanden, das Betäubungsmittel tropfenweise zufloß; sie blieben so, ohne daß vorher starke Muskelkontraktionen sich gezeigt hatten, schön ausgestreckt. Nachdem Bewegungslosigkeit eingetreten war, fand sofortige Fixierung statt; gleich nachher wurde das Regenerat mit einer Anzahl alter Segmente zusammen vom übrigen Körper abgetrennt. Bei einzelnen, namentlich jüngeren Stadien geschah das Abtöten und Fixieren mittelst heißer Sublimatlösung. Als Fixierungsmittel dienten Sublimatalkohol, wäßrige Sublimatlösung, Perényi'sche Flüssigkeit, Pikrinsäure und Flemming's Gemisch. Gefärbt wurde mit Hämalaun (Stückfärbung), Böhmer's Hämatoxylin, beide zum Teil kombiniert mit Eosin, Boraxkarmin, zum Teil mit Pikrinsäure, Safranin, Goldchlorid-Ameisensäure und Kali bichromicum-Hämatoxylin (letztere zwei nach Apáthy). Zur Einbettung diente Paraffin; das Aufkleben der Schnitte geschah mit erwärmtem Wasser. Die Schnitte wurden mit einem Minot-schen Mikrotom angefertigt, und ihre Dicke betrug $^1/_{150}$ bis $^1/_{100}$ mm. Es wurden hauptsächlich sagittale Längs-, doch auch eine ziemliche Anzahl von Querschnitten hergestellt.

Die Schwierigkeiten der Untersuchung gerade unseres Objektes sind schon früher, speciell von Friedländer (95) hervorgehoben worden; doch sehe auch ich mich noch veranlaßt, eine kurze Bitte um Nachsicht vorauszuschicken, weil vieles nicht mit der wünschbaren Klarheit festgestellt wurde, und manche, gerade die wichtigsten Fragen nur teilweise oder nicht mit Sicherheit beantwortet werden. Eine Erschwerung der Untersuchung ergiebt sich schon aus dem Umstande, daß man vollständig auf Schnittserien angewiesen ist und am lebenden Objekte, einige Specialfragen ausgenommen, nichts kontrollieren

kann, wie dies bei kleinen, durchsichtigen Anneliden möglich ist; dann kommen aber die Größe der Objekte, vor allem die komplizierte Organisation dieser höheren Wurmformen und endlich die Variationen bei der Regeneration im eingangs erwähnten Sinne hinzu. So ist das Bild, das hier vom Verlaufe der Regeneration des Vorderendes gegeben wird, auf alle Fälle ein subjektives; denn aus der Menge der Präparate mußten die herausgesucht werden, die eben auf einander zu folgen scheinen; wenn aber so die Einflüsse von Jahreszeit, Alter etc. einigermaßen eliminiert waren, blieb immer noch eine gewisse individuelle Variation übrig, die nahelegt, daß ein Zweiter mit anderen Präparaten sich ein anderes Bild der Vorgänge zurechtlegen würde. Ich habe durchaus den Eindruck, daß diese letzteren sich nicht mit der Regelmäßigkeit abspielen, die uns eine embryonale Entwickelung zeigt.

Litteratur. Es seien hier zunächst nur jene Arbeiten berührt, welche histologische Angaben über die Regeneration beim Regenwurm machen; deren sind nicht viele und alle aus jüngster Zeit, so von Friedländer (95) über das Centralnervensystem, von Rievel (96) über Vorder- und Enddarm, von Korschelt (95) über Transplantationsversuche und von Michel (96) über das Hinterende.

Friedländer (95) hat die Regeneration excidierter Partien des Centralnervensystems untersucht; seine Arbeit enthält jedoch manches, was auch hier in Betracht kommt; nur von letzterem wollen wir sprechen. Wir erfahren zunächst unter dem Abschnitt „Verheilung von Wunden des Hautmuskelschlauches“, daß sich die Wundstelle schon kurze Zeit nach der Operation mit einem trüben, weißlichen Schleime bedeckt, der größtenteils aus einer Menge Zellen besteht, die sich als typische Leukocyten erweisen. Auf Querschnitten zeigt sich in der Gegend, wo die Verletzung stattfand, eine Masse von Kernen, umgeben von einem deutlichen Zellleibe; am peripheren Rande sind Kerne und Zellen spindelförmig gestreckt, so daß sie die Fortsetzung der Ringmuskulatur zu bilden scheinen. Diese Zellen können nichts anderes sein als die oben erwähnten Leukocyten, ein Teil derselben hat sich wohl spindelförmig gestreckt. Der Verf. hütet sich deshalb, direkt zu behaupten, daß jene Spindelzellen sich zu Muskelfasern umwandeln, wie er anderseits auch ihre Leukocytennatur nur vermutungsweise annimmt. In Stadien von 24 Stunden sieht er über diesem „Regenerationsgewebe“ eine Schicht rundlicher Zellen mit rundlichen Kernen, die den Eindruck amöboid gewordener Epithelzellen er-

wecken; doch will er sich auch hier eines definitiven Urteils enthalten. Kernteilungsfiguren werden an diesen Stellen nicht gefunden. Das „Regenerationsgewebe“, das also aller Wahrscheinlichkeit nach aus Leukocyten besteht, tritt nun überall auf, wo Teile des Regenwurmkörpers verletzt oder herausgeschnitten wurden, so auch in den Lücken, die bei der Herausnahme von Stücken des Centralnervensystems entstehen; es umgiebt die Stümpfe der angeschnittenen Organe, und die regenerierenden Teile scheinen in das „Regenerationsgewebe“ hineinzuwuchern. Die wahre Bedeutung des letzteren bleibt vorläufig unaufgehellt. Einiges Weitere, das der Verf. über die Regeneration der nervösen Teile angiebt, soll später noch besprochen werden; nur auf den letzten Abschnitt der Arbeit: „Kursorische Untersuchung eines ganzen nachgewachsenen Vorder- und Hinterendes“ sei noch kurz hingewiesen. Dort sagt Friedländer: „Das meiste hierhin Gehörige ist wohl schon bekannt; so namentlich das Vorkommen von Mitosen im Epithel des Darmes, der Epidermis, der Zellen in der Leibeshöhle (die namentlich die äußerste Schwanzspitze vollständig ausfüllen), sowie auch in den nervösen Centralorganen; ja sogar im Gehirn, das sonst ganz so aussah, wie das eines normalen Wurmes, fand ich eine vereinzelte, aber zweifellose Mitose.“ Mit diesen Angaben läßt sich natürlich nicht viel anfangen; vollständig unaufgeklärt ist mir aber bis heute geblieben, wer denn eigentlich beim Regenwurm (auf dieses Objekt sollen sich die Bemerkungen doch wohl beziehen) das alles schon untersucht und gesehen haben soll.

Korschelt (95) macht bei Besprechung der unter seiner Leitung von Joest ausgeführten Transplantationsversuche an Regenwürmern einige kurze Mitteilungen über das, was an Schnittserien durch zusammengewachsene Teilstücke zu sehen war. Es ergiebt sich, daß an der Verwachsungsstelle zunächst ein Narbengewebe auftritt, welches den nächstliegenden Abschnitt der Leibeshöhle ganz erfüllt. Von beiden Seiten aus erfolgt sodann die Neubildung der Gewebe und Organe.

Rievel (96) hat die Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei All. foetida, All. terrestris und Lumbr. rubellus untersucht. Hier, wie bei Ophryotrocha puerilis und Nais proboscidea kommt er zum Schlusse, daß nicht wie bei der embryonalen Entwickelung eine Ektodermeinstülpung zur Bildung eines Stomo- oder Proctodaeums auftritt, sondern daß die neuen Darmabschnitte allein aus dem Mitteldarmepithel gebildet werden. Am Vorder-, wie am Hinterende findet sich an der Wundstelle ein Granulations-

gewebe, das aus einer Masse dicht aneinander gelagerter Zellen besteht, deren Grenzen nicht deutlich sichtbar sind. Das Protoplasma derselben färbt sich nur ganz schwach und ist nur geringgradig feinkörnig. Die Kerne sind distinkt gefärbt und zeigen eine verschiedenartige Gestalt; ein Teil derselben ist elliptisch, ein größerer Teil rundlich oder länglich; die Kernkörperchen sind nur klein. Dieses neu gebildete Gewebe steht mit dem Mesoderm der Leibeshöhle im Zusammenhang und ist also einfach durch Neubildung und Wucherung der Zellen desselben entstanden, welche eine Umlagerung nach diesem Teile erfahren haben. Gegen das Ende der Knospe zu sind die Zellen mehr elliptisch. Anfangs mit weitmaschigen Lücken versehen, wird die Zellenmasse dieses Granulationsgewebes später kompakter.

Ueber den weiteren Verlauf der Regeneration am Vorderende vernehmen wir folgendes: Der Darm, der an der Schnittstelle zunächst hervorgequollen, wird allmählich wieder einbezogen, die Wundstelle überdeckt sich mit dem Granulationsgewebe; schon nach 4—6 Tagen (vielleicht schon früher) ist die Knospe vom neugebildeten Körperepithel überzogen. Die Ringmuskulatur hört an der Wundstelle ganz auf, dagegen liegen in der Verlängerung der Längsmuskulatur in 2—3facher Schicht Zellen direkt unter dem Körperepithel; dies ist nur der peripherste Teil des Granulationsgewebes, das die Hauptmasse der Knospe ausmacht, ein Maschenwerk bildet und mit dem Mesenchymgewebe vollständig übereinstimmt. „Auf diese Weise haben sich aus Mesenchymzellen spindelförmige, glatte Muskelzellen gebildet, welche sich schließlich aneinander reihen und so die Muscularis bilden.“

Der Darm, der sich zurückgezogen und geschlossen hatte, schickt schmale Divertikel nach vorn; schließlich bricht er durch, ohne daß eine Einsenkung oder Einstülpung des äußeren Epithels stattfände. Der neue Vorderdarm ist daher eine Bildung des alten Mitteldarmes. Die Schlundkopfmuskulatur, die schon vor dem Durchbruch angelegt wird, entsteht auch durch Streckung der Mesenchymzellen auf der dorsalen Seite des Darmes. Das Nervensystem, dessen Neubildung übrigens nicht näher verfolgt wurde, bildet sich sehr langsam. Bei Würmern, bei denen der Mund eben durchbricht, erstreckt sich der Bauchstrang in das Mesenchymgewebe hinein, verjüngt sich aber nach vorn etwas und endigt knopfförmig. Bei einem älteren Stadium von 49 Tagen, auf welchem der Mund bereits funktionsfähig geworden, ist von der Anlage eines Ganglions oder der Kommissuren noch nichts

zu sehen. „Hierdurch ist also der Beweis erbracht, daß die Regeneration der nervösen Organe zwar vor sich geht, jedoch sehr lange Zeit beansprucht."

Die jüngst erschienene vorläufige Mitteilung von Michel (96) über die Neubildung des Schwanzendes bei All. foetida wollen wir, insofern darin nichts erwähnt wird, was für unsere Untersuchung zunächst in Betracht kommt, am Schlusse kurz besprechen.

Eigene Beobachtungen.

Es sei nochmals hervorgehoben, daß die hier beschriebenen Präparate alle von Würmern stammen, denen nur die 5 ersten Segmente abgeschnitten worden waren, und bei denen also stets, wenn überhaupt Regeneration eintritt (normalerweise ist dies immer der Fall), Neubildung von Segmenten zu konstatieren ist. Zur weiteren Orientierung mag man sich erinnern, daß in diesen 5 ersten Segmenten vor allem die vordersten Centren des Nervensystems enthalten sind, so das Oberschlund- oder Gehirnganglion, im 3. Segmente über dem Darme gelegen, die Schlundkommissuren und mindestens [1]) 2 Ganglien der Bauchganglienkette. Vom Darmkanal wurde durch die Operation der vorderste Abschnitt, die Mundhöhle und der Pharynx entfernt; das Lumen des letzteren geht hie und da ein Stück weit, seine dorsale verdickte und muskulöse Wandung aber stets ins 6. Segment hinein, ein Punkt, den wir natürlich zu berücksichtigen haben, weil eben deshalb in vielen Fällen nicht der ganze Pharynx abgeschnitten worden war. Die übrigen Organe interessieren uns vorläufig nicht weiter. Wir betrachten zunächst den Verlauf der Regeneration bis etwa zum Ende der ersten Woche.

1. Jüngere Stadien der Regeneration.

Wie wir oben gesehen haben, sind die ersten Vorgänge, die sich nach der Entfernung größerer oder kleinerer Körperteile von

---

1) „Mindestens" deshalb, weil die Lage des Unterschlundganglions wechselt. Meist liegt es auch noch im 3. Segmente, bei L. herculeus dagegen findet es sich z. B. im 4. Segmente. Man vergleiche die von Hesse (94) gegebene Abbildung in Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 58, Taf. XXIV, Fig. 20.

Regenwürmern an den Wundstellen abspielen, von den genannten Autoren mehr oder weniger ausführlich beschrieben worden. Alle sind darin einig, daß es an den betreffenden Stellen zunächst zur Ausbildung einer eigentümlichen Zellanhäufung, einer Art Gewebe kommt; es kann wohl kaum darüber ein Zweifel herrschen, daß das, was Friedländer als „Regenerationsgewebe" beschreibt, und das er mit großer Wahrscheinlichkeit aus Leukocyten hervorgehen läßt, übereinstimmt mit dem „Narbengewebe" von Korschelt und dem „Granulationsgewebe" von Rievel. Wir wollen für dasselbe, gleich zu beschreibende Gebilde hier durchweg den Ausdruck Narbengewebe verwenden, ohne dabei den in der pathologischen Anatomie damit verbundenen Sinn zu Grunde zu legen, wo das Narbengewebe gerade dem Granulationsgewebe, seinem Vorläufer, gegenübergestellt wird.

a) Das Narbengewebe.

Schon kurze Zeit nach der Operation sind die der Wundstelle zunächst gelegenen Räume der Leibeshöhle meist dicht mit Zellen erfüllt; immerhin sind diese letzteren hier voneinander geschieden und lassen ihre Grenzen deutlich erkennen. Es handelt sich um Zellen von größtenteils rundlicher Gestalt mit mittelgroßem, auch gewöhnlich rundlichem Kerne, der kein besonders deutlich hervortretendes Kernkörperchen besitzt. Der Kern tingiert sich mit Hämatoxylin oder Karmin intensiv, das Zellplasma, das fein granuliert, manchmal auch vakuolär erscheint, im allgemeinen sehr wenig. Diese Zellen legen sich an der Wundstelle, welche übrigens durch Muskelfasern, Reste eines Dissepimentes oder das etwas hervortretende Ende des Darmrohres teilweise abgeschlossen wird, enger aneinander, so daß ihre Grenzen dort undeutlich zu erkennen sind und nur an der Peripherie einer solchen Ansammlung, wo sie lockerer gruppiert sind, die vollkommene Identität dieser Elemente mit jenen, welche die Leibeshöhle weiter hinten erfüllen, nachzuweisen ist. Ein paar Stunden später, also auch kurze Zeit nach der Operation, bemerkt man nun in den gleichen Zellanhäufungen zellige Elemente, welche eine spindelförmig gestreckte Gestalt zeigen, deren Kern ebenfalls langgestreckt erscheint, sich aber sonst wie derjenige der oben beschriebenen Zellen verhält. Diese beiderlei Zellarten liegen dicht ineinander und bilden so ein Filzwerk, das jetzt die Leibeshöhle an der Wundstelle nach außen abschließt. Das ist das typische Narbengewebe, das eine nähere Struktur nur schwer erkennen läßt, sich durch seinen Kernreich-

tum auszeichnet und infolgedessen in den Präparaten sofort durch die lebhafte Färbung auffällt. Siehe Habitusbild Fig. 1.

Was nun die Natur und die Herkunft dieser Zellen betrifft, so wissen wir von den einen, die sich an der Wundstelle finden, bereits, daß sie mit jenen übereinstimmen, die in großer Menge in den nächsten Segmenten in der Leibeshöhle flottieren. Es liegt nahe, diese Elemente als Lymphzellen anzusehen, als was sie ja Friedländer schon mit ziemlicher Sicherheit diagnostizirt hat. Diesem Punkt wurde eine nähere Aufmerksamkeit geschenkt, und es ergab sich, daß wirklich echte Lymphzellen die erste Grundlage des Narbengewebes bilden. Friedländer untersuchte den trüben, weißlichen Schleim, der die Wunden nach partieller Entfernung des Hautmuskelschlauches bedeckt, in frischem Zustande und sah ihn aus typischen Leukocyten zusammengesetzt. Wir vermögen diesen Befund bei Würmern, denen ganze Segmente abgeschnitten wurden, zu bestätigen, allein dies ist wohl nicht beweiskräftig genug; denn es können sich an den betreffenden Stellen in Menge Leukocyten finden, ohne daß die Zellen des Narbengewebes damit identisch zu sein brauchen. Der volle Beweis für diese Identität ist aber dann geliefert, wenn diese Zellen der fixierten Präparate übereinstimmen mit sicheren Leukocyten, welche nach gleichen Methoden fixiert und gefärbt wurden. Die in dieser Weise durchgeführte Untersuchung ergab auch die Lymphzellennatur der fraglichen Zellelemente. Die Präparate zum Vergleiche wurden in der Weise hergestellt, daß der aus den Rückenporen eines mit Aether gereizten Wurmes austretende weiße Schleim auf einem Objektträger aufgefangen, mit Sublimat oder Perényi'scher Flüssigkeit fixiert und mit Alaunhämatoxylin gefärbt wurde.

Wir haben bereits der Beobachtung Erwähnung gethan, daß die Leibeshöhle der vordersten Segmente solcher operierten Würmer mit einer Menge Lymphzellen angefüllt ist. Letztere sind nun bei den Regenwürmern im allgemeinen reichlich vorhanden, doch normalerweise kaum in solcher Quantität. Wenigstens zeigten die Kontrollpräparate von intakten Vorderenden nichts derartiges. Wir müssen also annehmen, daß die Zellen von hinten zuwandern. Allein es bleibt noch eine weitere Beobachtung anzuführen, die für die Herkunft dieser Lymphzellen nicht ohne Bedeutung erscheint. In einigen Fällen konnte man in der Nähe der Wundstelle und des Narbengewebes Haufen von regelmäßig angeordneten, dicht einander anliegenden, polygonal begrenzten Zellen entdecken (Fig. 2). Bei oberflächlicher Betrachtung täuschten sie besondere

Organe oder Teile solcher vor; allein da sie nur auf wenige Schnitte sich erstreckten und frei in der Leibeshöhle lagen, mußten es Pakete von Zellen sein, die sich entweder zusammengruppiert oder, wenn sie ursprünglich in einem Gewebsverband lagen, irgendwo abgelöst hatten. Diese Zellen gleichen vollkommen den frei flottierenden Lymphzellen; wenn letztere, wie in dem in Fig. 2 dargestellten Falle, ein vakuoläres Plasma besaßen, zeigte sich die gleiche Zellstruktur bei den Paketen von Zellen. Es fiel nun weiter auf, daß in den nach hinten zunächst folgenden Segmenten, also vom 6. weg nach hinten zu, ganz ähnlich angeordnete Zellen von demselben Bau und denselben Kernverhältnissen in regelmäßigem Verbande als Besatz von Blutgefäßen, häufig in Verbindung mit einer Dissepimentwandung sich fanden (Fig. 3). Auch sie glichen, wie gesagt, den Lymphzellen, nur war im Plasma seltener eine vacuoläre Struktur, meist eine feine Granulierung zu erkennen, wie ja übrigens auch die Lymphzellen durchaus nicht immer vakuolär erschienen. Es kann kein Zweifel herrschen, daß alle diese beschriebenen Zellen Gebilde sind, welche in die nämliche Kategorie gehören. Es liegt ferner die Vermutung nahe, daß die genannten Pakete von Zellen nur als abgelöste Teile jener oft stark verzweigten und weit in die Leibeshöhle hineinreichenden Zellverbände oder Wucherungen, die sich im Anschluß an die Wandungen der Dissepimente und Blutgefäße finden, aufzufassen seien.

Solche Bildungen in der Leibeshöhle der Regenwürmer sind schon lange beschrieben und bei verschiedenen Gelegenheiten citiert worden. Zur Beleuchtung dieser Frage wollen wir daher auf die diesbezügliche Litteratur wie auch auf den Stand unserer Kenntnisse über die Lymphzellen des vorliegenden Untersuchungsobjektes etwas eintreten. Es sei gleich erwähnt, daß gerade in jüngster Zeit zwei wertvolle Arbeiten in dieser Richtung erschienen, von D. Rosa (95): I linfociti degli Oligocheti, und von Guido Schneider (96): Ueber phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten.

Schon Claparède (69) macht in seiner Monographie des Regenwurms darauf aufmerksam, daß „sich hie und da, von den Dissepimenten ausgehend, und besonders um die Gefäßschlingen herum, welche in die Leibeshöhle hineinragen, Zellwucherungen bilden“, offenbar Wucherungen der Peritonealzellen. „Ich fand mitunter solche bindegewebige Knospen, die keine Gefäße, dagegen einzelne, sich zu einem förmlichen Netze verästelnde Muskelfasern

enthielten.“ Offenbar handelt es sich in unserem Falle um ganz analoge Bildungen. Man vergleiche auch die Fig. 5, Taf. XLVIII der Claparède'schen Arbeit.

Während Claparède sich über die Bedeutung dieser Gebilde nicht näher ausspricht, thun dies zum Teil die späteren Autoren, die seine Angaben citieren. So bestätigt D'Arcy Power (78) die Richtigkeit derselben und läßt sich darüber folgendermaßen aus: „Whilst yet again at other points it seems that these endothelial cells proliferate and give rise to the amoebiform corpuscules which float in the perivisceral fluid.“ Vejdovsky (84) erwähnt in der Oligochätenmonographie die Beobachtung von Claparède und weist auf ähnliche von ihm entdeckte Bildungen bei Rhynchelmis und Tubifex hin. Kükenthal (85) kommt in seiner bekannten Untersuchung über die lymphoiden Zellen der Anneliden, in welcher er bei Tubifex deren Entstehung aus den großen bindegewebigen Zellen, die das Bauchgefäß umgeben und zum Teil aus Besatzzellen der Bauchgefäßäste, die zwischen der Längsmuskulatur liegen, nachwies, ebenfalls auf jenen Passus zu sprechen in dem Sinne, daß es sich bei diesen Gebilden um Ursprungsstellen der Lymphzellen des Regenwurms handle. Grobben (87, 88) andererseits spricht sich, wenn auch nur vermutungsweise, dafür aus, daß dahinter eine Art Pericardialdrüse zu suchen sei.

Während nun die meisten Autoren für die Anneliden, speciell auch für die Polychäten, die Entstehung der Lymphzellen direkt aus Peritonealzellen aufnehmen, hat Cuénot (91) deren Bildung aus Chloragogenzellen (die selbst allerdings nach der allgemeinen Ansicht umgewandelte Zellen des Peritonealepithels sind) behauptet. Diese Meinung kann jedoch heute, wenigstens soweit sie die Regenwürmer betrifft, durch die Untersuchungen von Rosa (95) und Schneider (96) als wiederlegt gelten. Endlich sei auch an eine Notiz von Ude (86) erinnert, der Zellwucherungen des Leibeshöhlenendothels in der Nähe der Rückenporen beobachtete; über deren Bedeutung spricht er sich nicht aus.

So könnten wir nun, nachdem die Identität der in unseren Präparaten beobachteten Gebilde mit den von Claparède beschriebenen Peritonealzellenwucherungen wahrscheinlich gemacht, auch hierin in Uebereinstimmung mit den erwähnten Autoren Herde der Neubildung von Lymphzellen erblicken und würden darin unterstützt durch die Thatsache, daß zu der Zeit des Beginns der Regeneration in denselben Segmenten ein auffälliger Reichtum an lymphoiden Zellen zu beobachten ist.

Allein diesen Schluß ohne weiteres zu ziehen, wollen wir uns hüten. Betrachten wir zunächst noch die neuesten Angaben von Guido Schneider (96). Dieser hat für eine Reihe von Oligochäten bestimmte, meist segmental im Körper angeordnete Stellen als Lymphdrüsen nachgewiesen; gerade für die Gattung Allolobophora (diese kommt für uns allein in Betracht, da die ersten Stadien fast durchweg Präparate von All. terrestris darstellen) war ihm dies nicht möglich. Dort übernehmen, so ist es wenigstens bei All. foetida, unregelmäßige, größere oder kleinere Zellgruppen, die am Peritoneum haften, die Rolle der Lymphdrüsen. Diese sind, da ihnen auch jeder Stützapparat fehlt, als zufällige Bildungen aufzufassen, und es fragt sich, „ob diese Zellansammlungen an Ort und Stelle entstanden sind, durch Teilung der Peritonealzellen, oder ob sie sich durch Zusammenlagerung von Leukocyten gebildet haben“. „Das letztere scheint mir“, sagt der betreffende Autor, „wahrscheinlicher, weil ich keine Kernteilungen in denjenigen Teilen des Peritoneums habe bemerken können, denen jene Zellhaufen aufsitzen.“

So scheint denn die wahre Natur der von uns beobachteten Gebilde immerhin zweifelhaft, und wir wollen in der Frage keinen sicheren Entscheid treffen; dazu mangeln uns auch genauere Untersuchungen. Ueber den Ort jener Zellanhäufungen ist nur zu erwähnen, daß sie vor allem in dem Teile der Leibeshöhle sich fanden, der über dem Darm liegt, und daß sie sich vornehmlich an die Dissepimente und die von dort ausgehenden Blutgefäße anschließen; Kernteilungen und direkte Ablösung von Lymphzellen wurden an den Orten nicht beobachtet. Die betreffenden Gebilde erwecken aber immerhin, wie auch aus Fig. 3 zu ersehen, nicht den Eindruck von zufällig zusammengeworfenen Zellen; sie scheinen eher ähnlicher Art wie die in Schneider's Arbeit in Fig. 5 abgebildete Lymphdrüse zu sein. Claparède hat ja übrigens auch bei seinen Befunden einen muskulösen Stützapparat erwähnt. Unsere Absicht ist nur die, auf die Sache hinzuweisen, weil diese Verhältnisse, wo ein so vermehrtes Auftreten von Lymphzellen zu konstatieren ist, sehr geeignet scheinen, zur Abklärung der Frage über die Entstehung dieser Elemente beizutragen.

Wenn nun die Lymphzellen in so großen Mengen in der Leibeshöhle flottieren, bemerkt man zugleich in denselben Segmenten einen großen Reichtum an Kernen innerhalb der Muskelschichten, besonders auf der Bauchseite des Tieres. Die betreffenden Teile scheinen ganz damit übersäet; speciell auch in der Muskelscheide

des Bauchmarkes zeigt sich die gleiche Erscheinung und, auf den Punkt kommen wir später zu sprechen, auch das Bauchmark selbst hat mehr als gewöhnlich an jenen Zellkernen aufzuweisen, die nicht Ganglienzellen angehören. Diese in vermehrter Anzahl zwischen den Muskelfasern auftretenden Kerne sind ebenfalls auf Lymphzellen zu beziehen, was uns nicht wundern kann, weil die Leibeshöhlenflüssigkeit bei diesen Würmern in den Spalträumen zwischen der Muskulatur cirkuliert, gleichwie auch in der Muskelscheide des Bauchmarkes normalerweise Lymphzellen vorkommen. (Siehe auch die Arbeit von Lim Boon Keng, 95.) Als solche sind sie übrigens an den meisten Orten deutlich zu erkennen.

Ueber die Lymphzellen selbst wollen wir nicht mehr viel Worte verlieren; es war für uns ja nur zu zeigen, daß die im Narbengewebe und dessen Umgebung zuerst auftretenden Elemente derartige Zellen sind. Neben ganz wenig gefärbten und feingranulierten kommen, wie bereits bemerkt, auch Leukocyten mit vakuolärer Protoplasmastruktur vor. Diese stimmen wohl mit jenen überein, welche Rosa (95) als „linfociti vacuolari“ bezeichnet. Zu dem Schlusse berechtigt auch die weitere Aehnlichkeit in der excentrischen Lage und runden Form des Kernes. Diese „linfociti vacuolari“ betrachtet Rosa als ältere Stadien der gewöhnlichen „amebociti“, welche das Vermögen der amöboiden Bewegung eingebüßt haben. Sie kommen vor allem bei jenen Species, bei denen die „eleociti“, eine weitere Art von Lymphzellen, fehlen, sehr reichlich vor, und das stimmt für All. terrestris. Wie wir gesehen haben, zeigen auch jene Zellen, die im Verbande stehen und die vielleicht als sich gerade bildende Lymphzellen aufzufassen sind, hie und da vakuoläre Struktur. Wir kommen also, wenn wir an dieser Ansicht festhalten, in Konflikt mit den Anschauungen von Rosa. Häufig zeigten sich auch Lymphzellen mit 2 Kernen, was vielleicht auf amitotische Teilung schließen läßt, welche Art der Vermehrung von den Meisten für solche Zellelemente im allgemeinen und für die Oligochäten im speciellen (Kükenthal, Keng etc.) angenommen wird; doch wollen wir hierüber und über Weiteres uns nicht mehr verbreiten; es bedürfte dazu eingehenderer Untersuchung, namentlich auch des frischen Materiales.

Wir konstatieren also: Die ersten Elemente, welche das Narbengewebe aufbauen, sind Lymphzellen.

Kurze Zeit nach der Operation sahen wir aber in dem bis dahin nur aus typischen Leukocyten bestehenden Narbengewebe Zellen von anderer Gestalt, spindelförmige, mit ebenfalls

langgestrecktem Kern, auftreten. Friedländer (95) sowohl wie Rievel (96) legten dem Narbengewebe einen einheitlichen Ursprung bei, jener, indem er einen Teil der Lymphzellen sich strecken und so zu spindelförmigen werden läßt, dieser, insofern er sich über eine wesentliche Verschiedenheit der zwei Zellarten überhaupt nicht näher ausspricht, sondern alle das Narbengewebe zusammensetzenden Elemente als aus mesodermalem Gewebe der Leibeshöhle, mit dem sie noch zusammenhängen, hervorgegangen bezeichnet. Es erweckt im ganzen den Eindruck, daß Rievel andere Bilder als die hier beschriebenen vor sich hatte; denn sein Granulationsgewebe zeigt den Typus eines Mesenchymgewebes, das weite Maschen und Lücken aufweist. Bei den jüngeren Stadien zeigen unsere Präparate nun das gerade Gegenteil; das Narbengewebe bildet eine kompakte Masse, die bloß an den Rändern etwas gelockert erscheint; vielleicht mag auch diese Differenz, wie noch manche andere, auf die Verschiedenheit der Objekte mit Rücksicht auf die Größe des Verlustes an Segmenten zurückzuführen sein. Strecken sich nun die Lymphzellen wirklich zu spindelförmigen Formen, oder sind die Zellen letzterer Art anderen Ursprungs und neu hinzugetreten? Es ist mir nicht gelungen, die Sache abzuklären; doch kann ich immerhin einiges zur Beleuchtung dieser Frage mitteilen. Diese spindelförmigen Zellen liegen zum größten Teil gegen den äußeren Rand des Narbengewebes zu und stellen hier in der That häufig die Fortsetzung der Längsmuskelschicht vor, wie die genannten Autoren angeben. An jenen Stellen sind aber die Konturen der Zellen schwer zu erkennen, rundliche Lymphzellen und spindelförmig gestreckte Elemente bilden eine Masse, in der bloß die Kerne deutlich hervortreten und wo daneben aus in ungefähr derselben Richtung verlaufenden Linien, eben den Zellgrenzen, das Vorhandensein und die Anordnung der Spindelzellen erschlossen werden kann. Allein auch am inneren Rande des Narbengewebes gegen die Leibeshöhle, gegen die alte Muskulatur etc. hin sind beiderlei Formen von Zellen zu treffen und, weil sie hier lockerer liegen, deutlich zu unterscheiden (Fig. 4). Warum sollen sich nun hier, an Orten, wo offenbar die Zuwanderung stattfindet, die einen Lymphzellen strecken und die anderen ihre gewöhnliche Form behalten? Für eine Streckung der Lymphzellen scheinen mir zwei Gründe in Betracht zu kommen, einmal ein rein mechanischer, Druck, Zug etc., oder aber, wie Friedländer andeutet, der Grund, daß sich diese Zellen zu Muskelfasern umbilden. Das letztere ist nun von vornherein höchst unwahrschein-

lich; die gewichtigen Einwände gegen die Annahme einer solchen Umbildung der Leukocyten giebt auch Friedländer zu. Gegen eine Streckung aus rein mechanischen Gründen sprechen aber die bereits angeführten Thatsachen, einmal, daß an den Stellen, wo eine solche am ehesten zu erklären, da, wo das Narbengewebe am kompaktesten, nicht alle Zellen gestreckt erscheinen, und dann, daß spindelförmige Zellen sich ganz am Rande des Narbengewebes, in sehr lockerem Verbande, auch zeigen.

Ein specieller Fall, es handelt sich auch um eine All. terrestris, interessiert uns besonders. Hier waren alle Lymphzellen des Narbengewebes, alle, welche die Leibeshöhle in den folgenden Segmenten erfüllten, dann diejenigen Zellen, die in ganzen Verbänden den Dissepimenten oder Blutgefäßen etc. aufsaßen, alle ohne Ausnahme mit gelbbraunen Körnchen erfüllt. So ließen sich jetzt die Spindelzellen im ganzen Narbengewebe in ausgezeichneter Weise von den anderen unterscheiden (Fig. 5), und es zeigte sich wieder, was wir früher schon behauptet hatten, daß die beiden Zellarten zu einem dichten Filz- oder Flechtwerk vermengt sind. Die erwähnten Zellverbände in der Leibeshöhle gewährten ganz den Anblick des Narbengewebes, nur daß ihnen die Spindelzellen fehlten. Was das massenhafte Auftreten dieser Körnchen in den Lymphzellen betrifft, so kann darüber nichts zur Erklärung geboten werden; bekannt ist ja, daß die Leukocyten sich mit solchen Produkten hie und da beladen [1]). (Siehe auch Racovitza [95] für Polychäten.) Fassen wir nun alles zusammen, so kommen wir zum Schlusse, daß eine Umwandlung der Lymphzellen in die spindelförmigen höchst unwahrscheinlich erscheint, daß wir vielmehr in letzteren Elemente anderer Natur erblicken müssen. Dabei wollen wir aber nicht vergessen, daß auch häufig echte Leukocyten gestreckte Form annehmen und jenen in der Gestalt ähnlich werden können. Die Spindelzellen kommen vermutlich aus den Geweben der Leibeswand, vielleicht sind es die Mesenchymzellen, die Rievel beschreibt, und von denen er sagt, daß sie, je centrifugaler sie liegen, um so mehr ihre Ausläufer verlieren und zuletzt in feine, spindelförmige Zellen übergehen.

1) Um die „eleociti“ Rosa's kann es sich hier nicht handeln, auch vorausgesetzt, daß etwa die Species falsch bestimmt worden (All. terrestris zeigt nämlich fast gar keine Eleociti), denn die Ablagerungen in den letzteren sind auch nach vorausgegangener Fixierung noch in Alkohol leicht löslich, und im weiteren ist die Farbe der oben beschriebenen gelbbraunen Körnchen für Eläocyten viel zu intensiv.

Zur Vervollständigung der Beschreibung des Narbengewebes sind schließlich noch kleinere Zellen mit ganz hellem, von keinem der angewandten Farbstoffe tingiertem Plasma zu erwähnen; ihr Kern zeigt wechselnde Form, hie und da auch runde; sehr häufig zeigen diese Zellen 2 Kerne; in jedem Falle aber sind die letzteren gleichmäßig dunkel gefärbt, so stark, daß eine weitere Struktur nicht mehr zu erkennen ist (Fig. 6 *z*). Man ist geneigt, auch diese Gebilde als Leukocyten anzusprechen, um so eher, als die bereits beschriebenen Formen oft ähnliche Kernverhältnisse aufweisen. Kükenthal (85) giebt an, daß bei den sich teilenden Lymphzellen die Kerne so dunkel gefärbt erscheinen.

Was endlich die Bedeutung des Narbengewebes betrifft, ist darauf hinzuweisen, daß hier vor allem auch die protektive Funktion der Lymphzellen, wie sie gerade für den Regenwurm von Lim Boon Keng (95) gezeigt wurde, in Betracht fallen wird.

b) Das Verhalten der alten Organe und Gewebe an der Wundstelle.

Das Narbengewebe bleibt in der ersten Zeit, etwa bis zum Schlusse des ersten Tages nach der Operation, ohne eine äußere Bedeckung; von dieser Zeit an ersehen wir aus den Präparaten, daß sich das Körperepithel am Rande der Wundstelle eine Strecke über diese weg fortsetzt: die Epidermisregeneration hat begonnen (Fig. 1 *rEp*). Das neue Epithel wurde von Rievel (96) zutreffend beschrieben (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, S. 322). Ohne es ausdrücklich hervorzuheben, nimmt dieser Autor offenbar an, daß die alte Epidermis die neuen Zellen geliefert hat. Friedländer (95) glaubt, wie hervorgehoben wurde, letzteres nicht ohne weiteres als Thatsache bezeichnen zu dürfen; er läßt die Frage der Herkunft offen. Es kann aber mit ziemlicher Sicherheit behauptet werden, daß das alte Körperepithel der Mutterboden des neuen ist. Zunächst hebt sich rings im Umkreise der Wundstelle die alte Epidermis von der Basalmembran, durch welche sie sonst von der darunterliegenden Ringmuskelschicht getrennt wird, ab, und es schiebt sich Narbengewebe in die so entstandene Lücke ein (Fig. 1 u. 7 *X*). Der Verband der Epithelzellen erscheint an jener Stelle durchaus gestört, die Lagerung unregelmäßig; zum wenigsten lassen sich nicht die tiefer gelegenen Basal- und die äußeren Corticalzellen unterscheiden, welche 2 Schichten Cerfontaine (90) auseinandergehalten hat. In einzelnen Fällen beobachtet man geradezu ein Auswandern der Epidermiszellen in

jener Gegend. Einige Zellen sind ganz aus dem Verbande geschieden und liegen in der Tiefe bereits im Narbengewebe. Sie scheinen, wie die Richtung ihrer Längsachse andeutet, dem neuen Teile zuzuwandern (Fig. 8). Was das Verhalten der verschiedenen Sorten von Epithelzellen anbetrifft, so kann darüber nicht viel gesagt werden. Die neueren Untersuchungen über die Lumbricidenepidermis unterscheiden Stütz-, Drüsen- und Sinneszellen, wobei die letzteren bloß gruppenweise, in Form besonderer Sinnesorgane auftreten (Hesse [94], Langdon [95]). Nur die Stütz- und die Drüsenzellen seien berücksichtigt. Das neue Epithel zeigt sich durchweg gleichförmig, auch noch auf älteren Stadien, Elemente drüsiger Natur fehlen gänzlich. An jenen Stellen, wo Auswanderung stattfindet, läßt sich häufig konstatieren (Fig. 8), daß nicht nur die nicht-drüsigen, sondern auch die Drüsenzellen aus dem Verbande ausgeschieden sind. Was mit den letzteren geschieht, ob sie zu Grunde gehen oder sich umwandeln, wurde nicht festgestellt. Lenhossék (92) findet übrigens durchaus keine scharfe Grenze zwischen Stütz- und Schleim-(Drüsen-)Zellen; Cerfontaine (90) ist der Meinung, daß beide Arten von den Basalzellen gebildet werden. Die neue Epidermis scheidet schon nach kürzester Zeit eine Cuticula ab, welche die unmittelbare Fortsetzung der alten bildet und nur etwas dünner als jene erscheint. Vor allem sei aber hervorgehoben, daß sich bei dieser Bildung des neuen Epithels durchaus keine Mitosen weder in der alten noch in der neuen Epidermis auffinden ließen. Die Präparate wurden daraufhin sehr genau durchgesehen, und es sind Teilungsfiguren wohl um so weniger entgangen, als solche auf späteren Stadien in Menge und mit großer Leichtigkeit festgestellt werden konnten. Friedländer hat übrigens auch nichts derartiges gefunden. Vom Ende des dritten Tages stammen die ersten Präparate, welche das Narbengewebe und also die Wundstelle selbst mit dem Epithel vollständig bedeckt zeigten.

Bevor wir auf diesen Punkt eintreten, müssen wir aber zunächst des Verhaltens des Darmes gedenken. Dieser endigt nach der Operation mit offenem Lumen an der Wundstelle. Bald ist ein solches Verhalten noch nach etwa 2 Tagen zu bemerken (Fig. 1), d. h. der Darm hört offen auf, rings um sein Vorderende Narbengewebe, das am peripheren Rande bereits vom Körperepithel bedeckt wird, oder der Darm breitet sich mit den Rändern ebenfalls über das Narbengewebe aus, und zwar so weit, daß es nahezu oder vollständig zur Berührung von Darmepithel und neuer

Epidermis kommt. Von den Stadien von etwa 4 Tagen an mehren sich sodann die Bilder, wo sich der Darm zurückgezogen hat und von dem neugebildeten Körperepithel, welches jetzt über das Narbengewebe ganz hinwegzieht, durch das letztere geschieden wird (Fig. 7). Dann haben sich die vorderen Ränder des Darmrohres vereinigt, und letzteres wird von seinem eigenen Epithel vorn allseitig abgeschlossen. Das müssen wir als das typische Verhalten bezeichnen. Allein es verdient hervorgehoben zu werden, daß auch noch auf späteren Stadien Bilder gefunden werden, die den Darm offen und sein Epithel in Verbindung mit dem Körperepithel zeigen, so z. B. in dem in Fig. 9 dargestellten Falle (Stadium von 7 Tagen). Rievel hat dasselbe Verhalten beobachtet, glaubt aber, und hierin hat er gewiß Recht, daß bei der Konservierung häufig ein Sprengen des neuen zarten Epithels stattfinde, und daß schon sehr früh ein epithelialer Ueberzug vorhanden sei, weil „das helle, durchsichtige Gewebe der Knospe schon nach 2 Tagen genau dieselbe gleichförmige Beschaffenheit und denselben Glanz zeigt wie nach 4 oder 6 Tagen“, wenn der Epithelüberzug sicher vorhanden ist. Dieser Punkt verdient jedoch alle Beachtung, denn es ist sehr wichtig für die Beurteilung der Frage, wie der neue Vorderdarm sich bildet, ob sich einfach gleich anfangs die beiden Epithelien vereinigen, oder ob der Darm sich zurückzieht und erst sekundär die Verbindung mit dem Körperepithel hergestellt wird. Das letztere darf jedoch fest behauptet werden, denn alle späteren Stadien von etwa 10 Tagen an zeigen den Darm zurückgezogen und geschlossen, ausgenommen solche Fälle, wo mit aller Sicherheit ein auf künstliche Weise bewirktes Hervorbrechen des Darmrohres nachgewiesen werden kann; zudem bildet sich, wie wir sehen werden, die neue Mundöffnung in so charakteristischer Weise, daß das oben als typisch geschilderte Verhalten durchaus als das normale hingestellt werden muß. Auch im Darmepithel sind auf den ersten Stadien keine Mitosen zu finden.

Was die übrigen Organe betrifft, wollen wir noch die Muskulatur und das Bauchmark in Betracht ziehen. Die Ringmuskulatur hört an der Wundstelle, wie Rievel schon angiebt, verjüngt auf (Fig. 1 u. 7). Sie ist stets gegen das Narbengewebe scharf abgegrenzt, und zwar wird diese Grenze in den Präparaten durch eine helle Linie gegeben, welche die direkte Fortsetzung des Querschnittes der Basalmembran, die unter dem alten Körperepithel liegt, bildet. Nicht so die Längsmuskulatur; sie geht meist ohne scharfe Grenze ins Narbengewebe über, einzelne Muskelfasern

ziehen noch mehr oder weniger weit in dasselbe hinein. In ihrer Fortsetzung liegen in der That, wenigstens später, die meisten jener spindelförmigen Zellen des Narbengewebes. Das Bauchmark hört vorn samt seinen Hüllen ohne scharfe Grenze auf; es wird frühzeitig, oft bevor das Narbengewebe einen deutlichen Wundverschluß hergestellt hat, von einer Kappe der gleichen Gewebsart überdeckt (Fig. 10). Ueber sein sonstiges Verhalten werden wir in einem speciellen Abschnitt am Schlusse reden. Endlich finden sich häufig noch Reste des muskulösen Pharynx (Fig. 7 *Ph*), dessen Muskulatur unordentlich zerstreut, die übrigen Elemente aber in Auflösung begriffen erscheinen.

Résumé. So gestaltet sich denn das Bild am Schlusse dieser jüngsten Stadien, die je nach Jahreszeit und anderen Faktoren bis zu 5 oder 7 Tagen dauern, folgendermaßen:

Die Wundstelle wird von dem neuen Körperepithel vollständig bedeckt und zwar ganz à niveau, ohne besondere Erhebung. Der Darm hat sich zurückgezogen und endigt geschlossen. Direkt unter der neuen Epidermis liegt ein Narbengewebe, dessen erste Grundlage Lymphzellen sind, denen sich späterhin Zellen von spindelförmiger Gestalt beimengen, deren Herkunft nicht festgestellt werden konnte. Die meisten übrigen Organe endigen an diesem Narbengewebe.

Was wir vor allem aber nochmals feststellen wollen, sind folgende Punkte. Bis zu diesem Stadium zeigen sich in der Gegend der Operationsstelle keine Mitosen, weder im Körperepithel, noch im Darmepithel, noch im allgemeinen in den übrigen angrenzenden Teilen; ferner sind im Narbengewebe außer den erwähnten 2 Zellarten keine anderen, namentlich keine mit großem Kerne und besonders deutlichem Kernkörperchen zu entdecken.

Von diesem Zeitpunkte ab können wir nun in der Gegend, wo sich die weiteren Regenerationsvorgänge abspielen, Kernteilungen, und zwar auf mitotischem Wege, beobachten. Solche treten aber zuerst nur spärlich auf und an den verschiedensten Orten, bei 2 Präparaten (von All. terr., operiert im Frühjahr, 6 und 7 Tage alt) zunächst bloß im Darmepithel zu sehen, bei einem (von All. terr. August, 7 Tage) nur im Körperepithel, bei einem anderen (All. terr., 7 Tage, Aug.) im Darm und Körperepithel zugleich, bei einem weiteren (L. rubellus, 6 Tage, Juni) im Körperepithel und an den großkernigen Zellen im Narbengewebe, endlich auch im Bauchmark, doch hiervon später. Das Narbengewebe zeigt immer mehr faserige Struktur, und die Fasern, es sind

unsere spindelförmigen Zellen, ordnen sich in Schichten, die parallel der äußeren vorderen Körpergrenze laufen und ziemlich in der Fortsetzung der Längsmuskelschicht liegen. Daneben sind aber noch sichere Lymphzellen, allerdings mehr am Rande des Narbengewebes gelegen, vorhanden (Fig. 11). Jetzt mischen sich auch andere Elemente dem Narbengewebe bei, Zellen mit großem Kerne und auffallend großen Kernkörperchen, ähnlich wie die Epithelzellen solche enthalten. Woher sie kommen, werden wir im nächsten Abschnitte sehen. Diese Bilder leiten über zu den älteren Stadien, an denen wir im wesentlichen nur die Neubildung der nervösen Centralorgane und des Vorderdarmes betrachten wollen.

2. Aeltere Stadien der Regeneration.

Die weitere Entwickelung kompliziert sich nun außerordentlich, und es ist wohl am besten, wenn wir die Präparate, wie sie je nach dem Stande der Ausbildung der von uns in Betracht gezogenen Organe aufeinander folgen, direkt beschreiben.

a) Bis zur Anlage des Gehirnes.

Es geben uns eine Reihe von Längsschnittserien durch Vorderenden von L. herculeus weiteren Aufschluß. Die All. terrestris zeigten sich alle zu weit vorgeschritten, und zudem scheinen auch bei L. herculeus die Vorgänge etwas leichter auseinanderzuhalten sein.

Das Narbengewebe, das immer noch die Strecke zwischen neuem Epithel und dem zurückgezogenen, geschlossenen Darm ganz ausfüllt, ist kompakt, zeigt aber mehr faserigen Charakter, offenbar, weil jetzt die spindelförmigen Zellen prädominieren oder fast ausschließlich vorhanden sind; an der Peripherie weisen diese die gleiche Verlaufsrichtung wie die Längsmuskelfasern, an die sie sich anschließen, auf, mehr central ist keine bestimmte Richtung vorherrschend. Das Wichtigste aber, um schon Gesagtes zu wiederholen, ist der Umstand, daß in diesem Narbengewerbe, bei einem Stadium von 10 Tagen noch wenig, bei einem solchen von 11 in stärkerem Maße, Zellelemente auftreten, die sich durch den Besitz eines großen Kernes mit dunkel tingiertem und großem Kernkörperchen auszeichnen und dadurch sofort von den uns bereits bekannten Zellen des Narbengewebes unterscheiden. Sie sind bei ihrem ersten Auftreten im ganzen Narbengewebe zerstreut und

mehr oder weniger gleichmäßig verteilt (Fig. 12). Die Zellgrenzen dieser neu zugewanderten Elemente sind meist schwer zu erkennen; sie haben sich den übrigen Bestandteilen des Narbengewebes eng vermischt. Woher kommen sie? Es liegt auf der Hand, bei der Frage ihrer Abkunft an Zellen zu denken, welche gleiche Eigenschaften besitzen, so z. B. die Epidermiszellen.

Sehen wir also zunächst das Verhalten der Epidermis an. Es wurde erwähnt, daß sich über der Wundstelle ein vollständiger Epithelüberzug gebildet hat, ohne daß bei diesem Vorgange Kernteilung auf mitotischem Wege zu beobachten gewesen wäre. Um so mehr fällt jetzt auf, daß die Epidermis an der Reparationsstelle, und zwar vor allem die neugebildete, aber auch zum Teil die alte der nächsten Umgebung, an Mitosen eine reiche Fülle weist (Fig. 13). Wozu auf einmal diese starke Zellvermehrung? Die Zellteilungen in der alten Epidermis dürften zum Ersatz der früher ausgewanderten Zellen dienen. Andererseits ist sicher, daß die Oberfläche des neuen Epithels jetzt stark vergrößert wird, indem die Regenerationsknospe kegelförmig auszuwachsen beginnt. Die Lage der Teilungsebene der sich vermehrenden Zellen spricht auch in weitaus den meisten Fällen für die Verwendung zu diesem Zwecke. Indessen wandern auch sicher Epidermiszellen in die Tiefe des Narbengewebes. Das ist allerdings ziemlich schwer festzustellen; denn ein Auswandern oder Abschnüren in größeren Komplexen (die gleich zu erwähnenden Fälle ausgenommen) findet nicht statt. Dann zeigt sich häufig das neue Epithel so stark gefaltet, daß man an vielen Stellen, weil es vielfach tangential geschnitten wird, ein mehrschichtiges vor sich zu haben glaubt; da es ferner, weil eine Basalmembran völlig fehlt, nirgends gegen das Narbengewebe fest abgegrenzt ist, könnte man leicht darauf verfallen, an solchen Stellen überall Auswanderung von Zellen anzunehmen. Doch finden sich daneben genug einwandsfreie Bilder sicherer Auswanderung der Epidermiszellen (Fig. 12). Diese erscheinen gegen das Narbengewebe bei den vorliegenden Stadien lang und spitz ausgezogen; dicht unter ihrem Verbande, aber schon außerhalb treffen wir nun ganz ähnliche Zellen, ohne Zweifel ausgewanderte Epidermiszellen. Je tiefer im Narbengewebe sie liegen, um so weniger läßt sich ein solcher Charakter mehr nachweisen; die großkernigen Zellen erscheinen dort überall uniform. Zum weiteren Beweise wollen wir noch folgendes anführen: Es treten im Narbengewebe häufig Gebilde auf, welche Teile besonderer Organe vortäuschen; sie bestehen ebenfalls aus großkernigen, um ein kugeliges

Lumen regelmäßig angeordneten Zellen; bei Betrachtung eines einzelnen Schnittes würde man sie für den Querschnitt irgend eines Kanales halten (Fig. 14). Ein solches Gebilde ist nur auf wenigen aufeinander folgenden Schnitten zu entdecken, und gegen das Lumen zu findet sich stets eine cuticulare Abscheidung, die sich ganz wie die Cuticula der Epidermis verhält; offenbar handelt es sich um in die Tiefe geratene, abgeschnürte Verbände von Epidermiszellen. Das läßt sich direkt nachweisen, indem an verschiedenen Stellen, namentlich am peripheren Rande der neuen Epidermis solche Gebilde zum Teil schon ganz, zum Teil erst halb abgeschnürt auftreten, immerhin noch den Zusammenhang mit der Epidermis, im letzteren Falle auch von ihrer Cuticularabscheidung mit der Epidermiscuticula aufweisen (Fig. 15). Es kann sich nicht etwa um Anlagen bestimmter Organe handeln; dazu sind die Gebilde viel zu zahlreich vorhanden und zu unregelmäßig angeordnet. Sie sind wohl bei dem raschen Wachstum der Epidermis zufällig in die Tiefe geraten. Die sie zusammensetzenden Zellen zeigen nun häufig Mitosen; an anderen Stellen bemerkt man, daß deren geordneter Zusammenhang bereits verloren gegangen ist, und daß sie sich anschicken, sich voneinander zu trennen und mit dem Narbengewebe zu vermischen.

Es wandern also auf alle Fälle Epidermiszellen in das Narbengewebe.

Doch nicht alle großkernigen Zellen, die sich dort finden, sind auf diesen Ursprung zurückzuführen. Wir wollen, der Kürze des Ausdruckes wegen, von nun an diese Elemente als Regenerationszellen und das Narbengewebe plus Regenerationszellen als Regenerationsgewebe bezeichnen, ohne natürlich damit im geringsten den Sinn zu verbinden, daß diese Zellen allein die Regeneration besorgen. Man wird nun am Rande des Regenerates da, wo die Muskulatur an dasselbe grenzt, Kerne ganz gleicher Art wie die der Regenerationszellen auffinden, und zwar sowohl zwischen den Längs- wie zwischen den Ringmuskelfasern (Fig. 16 und 17). Meist lassen sich Zellgrenzen schwer erkennen, und es scheinen die betreffenden Zellen mit den Muskelfasern direkt verbunden zu sein, in einzelnen Fällen sieht man sie jedoch als distinkte Zellen mit ziemlich feinkörnigem Protoplasma (Fig. 17). Die Kerne sind von etwas wechselnder Größe, aber durchschnittlich denen der Epidermiszellen gleich. Solche Zellen finden sich im normalen Wurme überall zwischen den Muskelfasern, aber in viel geringerer Anzahl. Hier, am Rande des Regenerates, sind sie

auffällig gehäuft (es ist dies auf allen Präparaten bis zur späteren Entwickelung der neuen Teile zu beobachten), und noch mehr: hie und da zeigen sich, oft ziemlich vom Regenerationsfelde entfernt, z. B. 2 Segmente weit davon, zwischen den Muskelfasern Mitosen, die auf dieselben Zellen zu beziehen sind. Es besteht also kein Zweifel, daß wir hier eine weitere Quelle der Regenerationszellen vor uns haben. Wir wollen allerdings nicht vergessen, daß auch an anderen Stellen und Organen Zellkerne ähnlicher Natur auftreten, so z. B. an den Nephridien, den Borstensäcken etc. Es fand sich gelegentlich auch eine Mitose in einer Zelle, die dem angeschnittenen Reste eines Nephridialganges angehörte. Die Hauptmasse der Regenerationszellen stammt jedoch jedenfalls, soweit sie sich nicht vom Körperepithel herleiten, von jenen zwischen der Muskulatur gelegenen Zellen. Wir werden am Ende dieses Abschnittes auf die Natur der letzteren zu sprechen kommen.

Endlich wäre noch das Darmepithel in Betracht zu ziehen, das in der That eine große Zahl von Mitosen zeigt und mit seinem vorderen Ende auch nicht scharf gegen das Regenerationsgewebe abgegrenzt ist. Die Kerne gerade jener neu sich bildenden Partien des Darmes sind in nichts von denen der Regenerationszellen zu unterscheiden. Wir haben jedoch keine direkten Beweise für Auswanderung der Darmepithelzellen, und auf diesen Stadien erscheint eine solche nicht sehr wahrscheinlich.

Ein ganz eigentümliches Verhalten weist aber ein Organ auf, das uns vor allem interessiert, das alte Bauchmark. Wir sahen, daß dasselbe zunächst von einer Kappe von Narbengewebe bedeckt wurde, daß die Hüllen an der Schnittstelle aufhörten und frei ins Narbengewebe ausliefen. Das ist auch jetzt noch der Fall. Das erste, was sich weiter zeigt, ist das Auswachsen der Nervenfasern ins Regenerationsgewebe hinein (Fig. 18 und 19). Sodann bemerken wir in den Ganglien des alten Bauchmarkes, soweit diese sich überhaupt auf den Präparaten verfolgen lassen (gewöhnlich etwa 8—10 Segmente weit, also ungefähr bis zum 15.) Anhäufungen von Zellen und in denselben viele Mitosen, in einer Art und Weise, daß die betreffenden Stellen bei schwacher Vergrößerung als intensiv gefärbte Flecke auffallen (Fig. 20). Die Zellen dieser Anhäufungen, so wenigstens die große Mehrzahl, besitzen einen runden Kern mit großem Kernkörperchen, der von wenig Protoplasma umgeben wird; da diese Zellen fast immer gehäuft erscheinen, lassen sich Zellgrenzen schwer unterscheiden (Fig. 21). Deutlicher sieht man diese bei den sich teilenden

Zellen, wo sich feststellen läßt, daß der Zellkörper relativ klein ist, jedenfalls bedeutend kleiner als der der echten Ganglienzellen, während ihr Kern dem der letzteren sehr ähnlich sieht. Ueber die Natur und Verteilung dieser Zellanhäufungen im Bauchmarke wollen wir später im Zusammenhange reden. Vorn gehen diese Anhäufungen mit den auswachsenden Nervenfasern ins Regenerationsgewebe hinein (Fig. 19). Zwischen den Zellkernen dieser Bildungen und denen der Regenerationszellen besteht hinsichtlich Struktur und Größe ebenfalls kein Unterschied; hingegen sind die Zellen selbst, was namentlich an den sich teilenden zu konstatieren, in vielen Fällen, aber auch nicht durchweg, kleiner als die Regenerationszellen und deren Vorfahren, die Epidermiszellen etc. In Fig. 22 sind diese verschiedenen Zellarten, ihre Kerne und Teilungsstadien zur Demonstration des Gesagten nebeneinander gestellt; sie sind natürlich demselben Objekt entnommen. So lassen sich auf diesem Stadium gar keine sicheren Beweise erbringen, inwieweit diejenigen Zellen, welche zwischen und neben den auswachsenden Nervenfasern liegen und die offenbar am Aufbau der neuen nervösen Centralorgane sich beteiligen, dieser oder jener Abkunft sind; denn auf den nicht einmal durchweg zutreffenden Unterschied in der Größe können wir wohl nicht abstellen. Es ist aber auf alle Fälle wahrscheinlich, und wir werden dafür später noch weitere Gründe anführen (siehe Abschnitt über das Verhalten des alten Bauchmarkes), daß einerseits die in der alten Bauchganglienkette sich vermehrenden Elemente an der Neubildung des Nervensystems im Regenerate sich beteiligen, und anderseits wird es bei der Beschreibung der folgenden Stadien gelingen, den Beweis zu erbringen, daß Zellen sicherer Herkunft (aus der Epidermis) einen wesentlichen Anteil daran nehmen. Nur der Punkt bleibt unsicher, ob j e t z t s c h o n Regenerationszellen, die nicht aus dem Bauchmarke stammen, sich am Aufbau dieser nervösen Neubildungen beteiligen. Die Schwierigkeit liegt eben in dem Umstande, daß das Regenerat ungefähr gleichzeitig von den Regenerationszellen bevölkert wird, die zwar verschiedener Herkunft sind, aber alle gleichartigen Charakter besitzen, so daß ihre Abstammung nicht mehr nachzuweisen ist.

Wir haben über die Natur jener Zellen, resp. Kerne, die sich zwischen der Muskulatur am Rande des Regenerates so gehäuft finden und also einen Teil der Regenerationszellen liefern, nichts weiter bemerkt. Für ihre Beurteilung sind wir auf die Angaben der einschlägigen Litteratur angewiesen. Von neueren Unter-

suchungen über den Hautmuskelschlauch und die Muskulatur der Lumbriciden überhaupt kommen vor allem die Arbeiten von Rohde (85), Ude (86), Cerfontaine (90) und Hesse (94) in Betracht. Der feinere Bau und die Anordnung der Muskelfasern interessieren uns hier nicht, dagegen wohl jene Angaben, die von den Kernen der Muskelzellen oder des dazwischen liegenden Gewebes reden. Es ist eine alte Streitfrage, ob die Muskelfasern der Regenwürmer kernhaltig seien oder nicht. Rohde (85) und im weiteren Hesse (94) geben eine Uebersicht der betreffenden älteren Litteratur, so daß ich einfach darauf verweisen kann. Diejenigen Forscher, welche den Muskelfasern durchweg oder teilweise einen zugehörigen Zellkern absprechen, beziehen die Kerne, die sich an jenen Orten finden, auf eine Zwischensubstanz körniger Natur, in der keine deutlichen Zellgrenzen nachzuweisen sind und die meist als Bindegewebe bezeichnet wird.

Ude (86) unterscheidet zwischen der Muskulatur 2 Arten von Kernen, kleinere, stark tingierbare, die zu der feingranulierten Bindesubstanz, in welche die Muskelfasern eingebettet liegen, gehören, und größere, länglich-ovale, die einen deutlichen Kernkörper haben und mit dem Längsdurchmesser stets den Muskelfasern parallel liegen. Die letztere Art mißt 0,014—0,016 mm Länge und 0,005 mm Dicke (für Lumbr. herculeus Sav., All. longa Ude = All. terrestris Sav. und All. riparia Hoffm.); sie sind auf die fibrillären Fasern zu beziehen und liegen nach Art der Kerne der nematoiden Muskelfasern auf der Oberfläche der kontraktilen Substanz. Cerfontaine (90) schickt zunächst voraus, daß beim erwachsenen Wurme sehr schwer zu unterscheiden, was Binde- und was Muskelgewebe. Sodann bemerkt auch er 2 Arten von Kernen, große und kleine, die letzteren in viel größerer Anzahl. Die großen beschreibt er, wie folgt: „Les grands noyaux se trouvent d'une manière assez constante au voisinage des colonnes musculaires, ils semblent avoir une affinité moins grande pour les matières colorantes; ils renferment généralement deux ou trois corpuscules nucléoliformes et l'on y distingue parfois assez nettement un réticulum chromatique. Ils paraissent être plus particulièrement en rapport avec les éléments musculaires etc.“ „Ce sont ces noyaux que nous avons trouvés accolés à certains éléments musculaires isolés et c'est ce qui a amené Schwalbe, Hermann Ude et d'autres à considérer les éléments musculaires du Lombric comme possédant chacun son noyau, comme ayant, par conséquent, chacun la valeur morphologique d'une cellule“. Die

Zahl dieser Kerne, fährt er fort, ist jedoch zu klein, als daß jedes Muskelelement einen solchen besitzen könnte. Wenn sie zu den Muskelfasern Beziehungen haben, können es nur ontogenetische sein, indem diese Kerne Zellen angehören, welche durch Differenzierung ihres Protoplasmas jede einer Anzahl von Fasern Entstehung gegeben haben. Beim erwachsenen Tiere müssen aber diese Kerne zur intermuskulären Substanz gerechnet werden. Diese „substance intercolumnaire“ besteht aus einem granulierten Stroma, in welchem sich keine Zellgrenzen nachweisen lassen. Maßangaben über die Größe der Kerne werden nicht gegeben. Demgegenüber hat nun Hesse (94), der in jüngster Zeit die Muskulatur der Oligochäten beschrieben und speciell auch die Muskelfasern von Lumbricus untersucht hat, diese letzteren durchaus als kernhaltig, d. h. vom Werte einer Zelle, dargestellt. Ueber den Kern selbst äußert er sich nicht weiter, doch scheint aus den Figuren wie aus den Einwendungen, die er gegen die Behauptungen Cerfontaine's macht, hervorzugehen, daß es sich um jene Sorte von großen Kernen mit deutlichen Kernkörperchen handelt.

Auch Apáthy (93) bemerkt gelegentlich bei einer Beschreibung der Muskelfasern von Ascaris, daß diejenigen des Regenwurmes kernhaltig seien. Vejdovsky (88—92) hat in seinen entwickelungs-geschichtlichen Untersuchungen speciell der Längsmuskulatur der Lumbriciden eine ausführliche Betrachtung gewidmet. Nach ihm gehen aus den Zellen der Somatopleura, welche sich zu Längsmuskelfasern umbilden, je aus einer Zelle mehrere Fasern hervor. „Nur ein Teil des Plasma einer Muskelzelle hat sich zu zahlreichen Muskelfasern differenziert, während der Zellkern unverändert im Centrum des nicht differenzierten Plasma persistiert.“ Die Muskelfasern selbst sind also nach ihm nicht kernführend, sondern die Kerne sind auf die Bildungszellen der Fasern zu beziehen[1]. Außerdem ist aber auch eine Stützsubstanz bindegewebiger Natur, die sich zwischen den muskulösen Elementen findet, kernführend; diese Kerne sind jedoch anderer Art und, wie aus den Zeichnungen zu ersehen, viel kleiner.

Auf unseren Präparaten sehen wir nun die von Ude und Cerfontaine beschriebenen 2 Sorten von Kernen, die großen und die kleineren, ganz deutlich, und zwar zeigen sich die größeren, die, wie

1) Da ich mich nicht allzu sehr einlassen darf, führe ich an dieser Stelle bloß an, daß Bergh (90) bei seinen embryologischen Untersuchungen einen ähnlichen Standpunkt vertritt.

bereits hervorgehoben wurde, nur in geringer Zahl zwischen den Muskelfasern normalerweise sich finden, durchaus so gebaut wie jene Zellkerne, die in der Gegend des Regenerates in so starkem Maße zwischen der alten Muskulatur gehäuft auftreten und dort auch Teilungserscheinungen zeigen [1]). Nach UDE und wohl auch nach HESSE (um nur die oben erwähnten Autoren anzuführen) handelt es sich um Kerne, die zu einer Muskelfaser gehören, nach CERFONTAINE um solche der „substance intercolumnaire" von unbestimmter Natur, nach VEJDOVSKY um Kerne von Bildungszellen der Muskelfasern im oben ausgeführten Sinne.

Da ich die Entstehung der Muskulatur, und für diese kommen doch die Elemente in erster Linie in Betracht, bei der Beobachtung dieser Regenerationsvorgänge nicht näher untersucht habe, bin ich auch dieser Frage nicht weiter nachgegangen. Es sei nur erwähnt, daß man hie und da den Eindruck gewinnt, speciell da, wo die fraglichen Kerne gehäuft liegen, als ob allseitig eine Zellgrenze um den Zellkörper zu erkennen wäre (Fig. 17); allein eine Täuschung ist nicht ausgeschlossen, denn es kann sich trotzdem um den aus der kontraktilen Substanz heraustretenden protoplasmatischen Körper der Muskelzelle handeln. Die ganze Häufung spricht aber für eine Wanderung dieser Elemente gegen das Regenerat hin und in dasselbe hinein; handelt es sich nun wirklich um Muskelzellkerne, eine Frage, die also durchaus unbeantwortet sein soll, so können sie sich ja von der kontraktilen Substanz unabhängig gemacht haben. Die neueren ontogenetischen Untersuchungen haben dargethan, daß die Längs- und Ringmuskulatur verschiedenen Ursprunges sind; der Bau dieser Teile ist jedoch beim erwachsenen Tiere ein übereinstimmender. Wir finden auch die fraglichen Zellen in beiden Schichten am Rande des Regenerates gehäuft.

Schließlich wollen wir nicht vergessen, daß für die Regeneration der Muskulatur jedenfalls noch die spindelförmigen Zellen des Narbengewebes in Betracht zu ziehen sind.

---

1) Merkwürdig erscheint, daß CERFONTAINE in diesen Kernen zwei oder drei Kernkörperchen beschreibt; doch sagt er selbst, daß dieselben mit den von UDE erwähnten großen Zellkernen identisch seien; letzterer zeichnet aber nur ein Kernkörperchen, wie auch ich stets nur eines vorfand. Vielleicht mögen die Verhältnisse in der mittleren und hinteren Körperregion etwas andere sein; von dort habe ich keine Präparate daraufhin untersucht. Die Maßangaben von UDE stimmten vollkommen mit meinen Befunden; dabei handelt es sich auch um die nämlichen Species (s. oben unter UDE).

Es schließt sich nun eine Reihe von Präparaten an, welche das bereits Gesagte vollauf bestätigen und sich von den beschriebenen nur dadurch unterscheiden, daß im Regenerationsgewebe die großkernigen Zellen, betreffend deren Herkunft das schon Erwähnte gilt, sich außerordentlich vermehrt zeigen, so namentlich in den mehr central gelegenen Partien. Die mehr ventral sich findenden Nervenfasern sind weiter ins Regenerat vorgerückt, auch zwischen ihnen und um dieselben treffen wir zahlreiche Regenerationszellen, die sich aber in nichts von den übrigen unterscheiden, so daß sie in keiner Weise als ein Ganzes, als besondere Anlage eines Organes imponieren. Der Darm ist jetzt weiter nach vorn ausgewachsen, seine Zellen sind in starker Vermehrung begriffen, was sich durch die vielen Mitosen kundgiebt. Auch das Darmepithel zeigt gegen das Regenerationsgewebe durchaus keine scharfe Grenze, die Zellen liegen häufig mehrschichtig, und es ist nicht ausgeschlossen, sogar wahrscheinlich, daß auch von hier ein Beitrag an die im Regenerate zerstreuten Regenerationszellen abgegeben wird; doch kann man auch an diesem Teile nirgends eine Abschnürung in Form eines zusammenhängenden Zellkomplexes beobachten.

Résumé. Wir wollen die Beobachtungen an diesen weiteren Regenerationsstadien vom Auftreten der Mitosen an kurz zusammenfassen:

Nachdem sich das Narbengewebe ausgebildet, der Darm zurückgezogen und geschlossen hat, das neue Körperepithel über die Wundstelle hinübergewachsen ist, beginnt eine rasche Vermehrung der verschiedensten Elemente. Mitosen treten in fast allen Geweben und Organen in der Gegend des Regenerationsgebietes auf. Vor allem zeigen die neue Epidermis und die anstoßenden Teile der alten eine außerordentlich rege vermehrende Thätigkeit; am Darme, der zunächst noch wenig ins Narbengewebe hineinreicht, ist die Erscheinung anfangs in geringerem Maße zu beobachten. Zu gleicher Zeit bevölkert sich das Narbengewebe mit großkernigen Zellen, die darin früher durchaus fehlten und die wir Regenerationszellen genannt haben. Was ihre Herkunft betrifft, so konnte sichergestellt werden, daß sie einmal von dem neuen Körperepithel und sodann von den großkernigen Zellen zwischen der alten Muskulatur abstammen, ohne daß damit alle Quellen, von wo sie kommen, genannt sein sollen; denn es ist z. B. wahrscheinlich, daß später auch das neue Darmepithel solche Regenerationszellen liefert. Was die Zellen resp. Zellkerne zwischen den alten Muskelfasern

betrifft, so kann auf Grund der vorliegenden Litteratur deren Natur nicht sicher bestimmt werden, es kann sich um Muskelzellkerne, um Kerne von Muskelbildungszellen oder Elemente bindegewebigen Charakters handeln. Die Regenerationszellen sind im Regenerationsgewebe mehr oder weniger gleichmäßig zerstreut und nach ihrer Herkunft nicht mehr zu unterscheiden. Um die gleiche Zeit, wenn diese Vorgänge sich abspielen, wachsen vom alten Bauchmark aus Nervenfasern ins Regenerat hinein, und in den Ganglien der Bauchganglienkette, soweit dieselben auf den Präparaten zu verfolgen sind, treten merkwürdige Zellhäufungen mit zahlreichen Mitosen auf, die im wesentlichen aus Zellen bestehen, welche sich ebenfalls von den Regenerationszellen nicht unterscheiden lassen. Diese Anhäufungen gehen bis ins Regenerationsgewebe hinein. So ist auf diesem Stadium der Anteil der verschiedenen Elemente am Aufbau der neuen nervösen Centralorgane unsicher; höchst wahrscheinlich beteiligen sich aber die im alten Bauchmark in Vermehrung begriffenen zelligen Elemente und selbstverständlich die auswachsenden Nervenfasern daran.

b) Regenerationsstadien mit Gehirnanlage.

Schon bei den beschriebenen Stadien ließen sich die auswachsenden Nervenfasern weit hinein in das Regenerat, das jetzt als Ganzes die Form eines ziemlich stumpfen Kegels angenommen hat, verfolgen, in einzelnen Fällen schon bis zum Vorderende des Darmes, der nun weit nach vorn vorgerückt ist. Der letztere hat sich der Epidermis sehr genähert; rechts und links von der Stelle geringsten Abstandes beider Teile finden sich wieder Nervenfasern, welche die Fortsetzung der vom Bauchmark ausgewachsenen bilden; an die Bündel dieser Fasern legen sich nun von außen eine Menge gleich zu beschreibender Zellen an, ein Teil über dem Darm, wo die Faserbündel endigen, die anderen in unmittelbarer Fortsetzung jener an die den Darm umgreifenden Partien und endlich an das weitere unpaare Stück bis zum alten Bauchmark. Wir haben es offenbar mit der Gesamtanlage der neuen nervösen Centralorgane, des Gehirnganglions, der Schlundkommissuren und des fehlenden Stückes der Bauchganglienkette zu thun. Während bis dahin die Zellen, welche sich zwischen und um die auswachsenden Nervenfasern gelagert fanden, sich in nichts von den beschriebenen großkernigen des Regenerationsgewebes unterschieden, stechen die neu hinzugekommenen von letzteren so-

fort durch den Besitz eines stark granulierten und dunkelgefärbten Zellplasmas, sowie durch ihre massige Lagerung ab; diese zwei Momente lassen sie überhaupt als Anlagen besonderer Organe deutlich hervortreten. Sie liegen, wie bereits bemerkt, nur den Nervenfaserbündeln außen an und besonders auf jenen Seiten, die der Epidermis zugekehrt sind, d. h. auf der ventralen und lateralen. Vom Körperepithel selbst sind sie stets durch eine, wenn oft auch sehr dünne, Lage von Regenerationsgewebe getrennt. Diese Anlagen treten schon bei schwacher Vergrößerung durch die Intensität ihrer Färbung deutlich hervor (Fig. 23 u. 24).

Die Zellen zeigen sich alle auf der einen Seite in einen spitzen Fortsatz, der besonders intensiv gefärbt ist, ausgezogen; der Fortsatz selbst ist gegen die Fasermasse gerichtet (Fig. 25). Die ganze Anordnung erweckt den Eindruck, als ob sie in dieser Richtung zugewandert seien, d. h. vom Körperepithel herkommen. In der That wird man des dunkelgefärbten Zellplasmas wegen auch an Epithelzellen denken, wie wir ja früher schon einen ähnlichen Bau bei den auswandernden Epidermiszellen erwähnten, nur daß dieser Charakter der Zellen in der Tiefe des Regenerationsgewebes sodann verloren ging. Auch ist bei den beschriebenen Objekten immer noch wie früher Vermehrung und Auswanderung von Zellen aus der Epidermis zu konstatieren. Doch auf das Gesagte allein gestützt, möchten wir die Herkunft dieser neuen Nervenzellen keineswegs für nachgewiesen halten; denn die letzteren sind manchmal noch stärker als die Epidermiszellen gefärbt, und zudem erweist sich das neue Darmepithel, das überdies, wie bereits hervorgehoben, ebensowenig scharf gegen das Regenerationsgewebe abgegrenzt ist, ganz ähnlicher Natur.

So müßten wir denn eigentlich darauf Verzicht leisten, über die Abstammung des eben erwähnten, bedeutenden Teiles der am Aufbau des Centralnervensystems beteiligten Elemente etwas Sicheres zu behaupten, wenn nicht eine Serie durch das Vorderende einer All. caliginosa (13 Tage) uns vollen Aufschluß geboten und die Ueberzeugung beigebracht hätte, daß die besprochenen Anlagen jungen Epidermiszellen wirklich ihre Herkunft verdanken. In diesem Falle waren die Zellen, welche sich um die Nervenfasern gruppierten, nicht so intensiv gefärbt wie in den besprochenen Präparaten; die ganze Anlage, speciell aber die des Gehirnganglions, zeigte gegen die Umgebung gar keine bestimmte Abgrenzung; ganz allmählich gingen an der Peripherie die betreffenden Zellen in das mit den großkernigen Elementen durchsäete Regenerations-

gewebe über, und nur gegen das Centrum der Anlage fand sich eine dichtere Häufung von zukünftigen Nervenzellen (Fig. 26). Viele derselben besaßen wieder jenen typischen Fortsatz auf der einen Seite; dann konnte man hier mit aller Deutlichkeit Zellen konstatieren, die im Begriffe waren, aus dem Körperepithel auszuwandern, oder dasselbe bereits verlassen hatten; ihr Habitus stimmte vollkommen mit dem der jungen nervösen Zellelemente; stellenweise ließ sich eine förmliche Straße bis zur Anlage des Centralnervensystems verfolgen. Dann noch eins. In der Gehirnanlage traten einige Zellen mit enorm großem Kern auf (Fig. 27); derartige Zellen ließen sich an den verschiedensten Stellen des jungen Körperepithels ebenfalls feststellen (Fig. 28), während sie sonst im Regenerate und dessen Umgebung nirgends zu finden waren. Die epidermale und, wenn wir auf die Keimblätter zurückgehen wollen, die ektodermale Abkunft eines Teiles der am Aufbau der neuen Centralorgane nervöser Natur beteiligten Zellelemente ist damit nachgewiesen.

Nun ist aber noch Verschiedenes zu berücksichtigen. Neben diesen Zellen epidermalen Ursprungs finden sich in den nervösen Anlagen, meist mehr central gelegen, noch eine Reihe anderer, welche die Charaktere der ersteren (dunkel gefärbtes Plasma, Fortsatz) nicht zeigen; wir haben diese auf den früheren Stadien schon zwischen den auswachsenden Nervenfasern angetroffen, und wie damals, sind wir auch jetzt nicht imstande, zu entscheiden, ob sie etwa den sich vermehrenden zelligen Elementen des alten Bauchmarkes entstammen oder, zum Teil wenigstens, aus dem Regenerationsgewebe zuwanderten und somit unbestimmter Herkunft wären. Es sei erwähnt, daß die Zellnester mit den vielen Mitosen in der alten Bauchganglienkette auch in allen diesen Präparaten anzutreffen sind. Man kann hier nur eines anführen, das allerdings viel für sich hat. Wenn die Zellen der zweiten Sorte, die sich schon früher an der Stelle der Neuanlage des Nervensystems fanden, wirklich nicht alle dem alten Bauchmarke entstammen, sondern teilweise aus dem Regenerationsgewebe kommen, ist anzunehmen, daß auch die letzteren speciell Elemente sind, die aus der Epidermis auswanderten; denn es darf doch als höchst unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß anfangs alle möglichen Teile des restierenden Organismus ein bestimmtes Organ aufbauen helfen, ein Organ, das später sein Hauptbaumaterial aus einem bestimmten Bezirke, eben der Epidermis, bezieht.

Da der Anteil des jungen Körperepithels am Aufbau der nervösen Partien sich nicht in Form einer Platte oder einer Einstülpung vom Mutterboden abgliedert, sondern in Form einzeln auswandernder Zellen abgegeben wird, ist es schwer, sich das richtige Bild über die allererste Gesammtanlage des Centralnervensystems zu machen. Diejenigen Bilder, die mir die jüngsten zu sein scheinen, stimmen alle darin überein, daß die Zellen der Gehirnanlage sich unmittelbar anschließen an die der Schlundkommissuren und der noch weiter hinten gelegenen Partien, d. h. die Anlage ist in dieser Hinsicht eine einheitliche, das Gehirnganglion tritt nicht gesondert auf, und die neuen Teile weisen auf der ganzen Strecke einen kontinuierlichen Zellbelag. An den Sagittalschnitten ist ferner zu konstatieren, daß die Anlage des Gehirnganglions gegen die Medianlinie zu immer dünner wird, dort sich nur aus wenigen Zellen zusammensetzt, ohne daß diese an einer Stelle vollständig verschwinden (Fig. 24); die erste Anlage ist also vermutlich eine einheitliche, aber bilateral-symmetrische mit paarigen Anschwellungen. Je älter die Bildung, um so mehr erscheint sie als einheitliches Ganzes.

Wir haben bis jetzt durchweg sagittale Längsschnitte beschrieben, die Querschnitte, die mir zur Verfügung standen, bestätigen jedoch das Gefundene vollauf. Dieselben sind aber viel schwerer zu deuten, und sie stellten alle ältere Stadien mit sicherer Gehirnanlage dar[1]). Wir wollen auch eine solche Querschnittsserie betrachten.

An der Spitze des Regenerates zeigen sich die Epidermiszellen in sehr lockerem Verbande; auf den etwas tiefer gelegenen Schnitten ist deren Grenze gegen das im Innern befindliche, faserige Narbengewebe wenig scharf; einzelne Zellen liegen beinahe, andere vollständig außerhalb des Epithelverbandes (Fig. 29). Nun ist aber nicht zu vergessen, daß eben das Narbengewebe ja überall, also auch hier an der Spitze, von großkernigen Zellen durchsetzt wird; es ist also damit nicht bewiesen, daß dies alles Epithelzellen sind. Die gleiche Erscheinung tritt sodann im ganzen Bereiche

1) Es sei an der Stelle nochmals hervorgehoben, daß es sehr schwer hält, die richtigen Stadien zu bekommen; eine zeitliche Norm läßt sich auch bei Berücksichtigung der eingangs erwähnten, beeinflussenden Faktoren kaum feststellen. So zeigte z. B. von 4 gleichzeitig operierten und äußerlich vollkommen ähnlichen All. terrestris nach 16 Tagen (Oktober) eine bereits Gehirnanlage etc., die anderen aber waren in der Entwickelung viel weiter zurück.

des Regenerates zu Tage. Weiterhin treffen wir auf die Gehirnanlage, die sich durch stärkere Plasmafärbung der Zellen deutlich abhebt; doch sind diese Zellen nicht wesentlich von den anderen großkernigen Regenerationszellen verschieden; die stärkere Färbung tritt mehr als Folge der Häufung hervor (Fig. 30). Eine typische Form, auf einer Seite in einen Fortsatz ausgezogen, läßt sich hier im allgemeinen nicht beobachten. Die Gehirnanlage wird in der Mitte von wenigen Zellen zusammengesetzt; sie geht auf beiden Seiten unmerklich in die Schlundkommissuren über, die sich auch als Zellzüge zu erkennen geben; die Nervenfasern sind auf den Querschnitten, hier, wo die Anlage noch so wenig kompakt und abgegrenzt erscheint, schwer zu erkennen. Bis ungefähr an die Stelle des Abganges der Kommissuren finden wir eine Einstülpung des Körperepithels als ovalen Querschnitt; sowie dieser verschwindet, tritt ein anderer auf, der sich auf den Darm zurückführen läßt. Der letztere ist also noch geschlossen. Wir kommen auf diesen Punkt gleich unten zu sprechen. Die Kommissuren vereinigen sich unter dem Darm zu einem unpaaren Teile, der ebenfalls durch viele Zellen oben beschriebenen Charakters gekennzeichnet ist; allmählich treten die Nervenfasern deutlicher hervor, die Zellen werden seltener, endlich beginnen die Hüllen des Bauchmarkes, wir haben die Grenze des Regenerates erreicht. Im alten Bauchmarke stoßen wir sodann auf Zellanhäufungen mit Mitosen, Zellen, die sich auch nicht wesentlich von den beschriebenen Regenerationszellen des Narbengewebes und der neuen nervösen Teile unterscheiden; alles in allem also Uebereinstimmung mit dem an Längsschnitten Festgestellten.

Résumé. So machen wir uns denn ungefähr folgende Vorstellung über die Neubildung der nervösen Centralorgane (siehe schematische Figuren 31 und 32): Die Nervenfasern des alten Bauchmarkes wachsen zunächst ins Regenerat hinein; zwischen ihnen legen sich Zellen an, von denen ein Teil höchst wahrscheinlich von der alten Bauchganglienkette aus neugebildet wurde, ein anderer vielleicht von den großkernigen Zellen, welche das Regenerat erfüllen, geliefert wird. Der Darm wächst unterdessen nach vorn aus, so daß die Nervenfasern ihn zu beiden Seiten umfassen; dann legen sich über dem Darm an die Enden dieser Fasern, sowie an ihre nach hinten nächstfolgenden Abschnitte, die die Stelle der späteren Schlundkommissuren innehaben, und endlich an das unpaare Stück bis zum alten Bauchmarke gleichzeitig Zellen an, die ihrer Herkunft nach zum neuen Körperepithel

gehören. Nirgends läßt sich eine größere Abspaltung eines epidermalen Zellkomplexes, sei es in Form einer Platte oder einer Einstülpung, konstatieren; es findet überall nur Aus- und Zuwanderung einzelner Zellen statt. Das anfangs durch eine starke Einschnürung fast in 2 Hälften geschiedene Gehirnganglion liegt beinahe an der Spitze des ganzen neuen Körperteiles, der sich meist stumpf-kegelförmig zeigt, und ist in kontinuierlicher Verbindung mit den übrigen nervösen Neubildungen.

Die Anlage des Centralnervensystems wird vom Körperepithel durch das von uns so genannte Regenerationsgewebe deutlich geschieden; dieses besitzt, wie früher bereits, eine faserige Struktur, und je näher den alten Teilen, um so mehr zeigen die Fasern gegen die Peripherie des Kegels eine ringförmige, in den etwas tieferen Schichten eine längsgeordnete Richtung, d. h. sie bilden die Fortsetzung der Muskelschichten der Körperwand. Da wir über die Regeneration der Muskulatur nicht weiter sprechen wollen, werden wir diesen Punkt fernerhin nicht mehr berühren; es sei bloß erwähnt, daß sich auf den Fasern die alten bekannten Kerne des Narbengewebes (der spindelförmigen Zellen) in größter Menge und etwas weniger zahlreich die großen Kerne der Regenerationszellen, die später hinzukamen, zeigen. Im übrigen stellen wir noch fest, daß, wie früher, Mitosen in allen Teilen des Regenerates, dann Häufung der großkernigen Zellen zwischen der angrenzenden alten Muskulatur, ferner Gebilde, die wir als zufällig abgespaltene Epidermiszellenpakete beschrieben haben, stets noch zu finden sind.

Wir wollen nachträglich erwähnen, daß bei einer All. foetida 11 Tage nach der Operation (Sommer) schon ein sehr ausgebildetes Gehirn nebst übrigen nervösen Teilen angetroffen wurde, während sonst die Gesamtanlage dieser Partien kaum vor Ende der 2. Woche auftritt.

In fast allen Fällen (die in Fig. 26 abgebildete All. caliginosa bildet hier eine Ausnahme) trifft man jetzt an jener Stelle, wo sich der Darm am meisten dem Körperepithel genähert hat, eine kleine trichterförmige Einstülpung des letzteren. Diese Erscheinung interessiert uns nun für die weiteren Stadien, die uns besonders über die Bildung der Mundöffnung und des vordersten Darmabschnittes belehren sollen.

c) Der Durchbruch des Darmes und die weitere Ausbildung des vordersten Darmabschnittes.

Es schließen sich nun eine ganze Reihe von Präparaten an (von All. terr., All. calig. und L. herc. 15—24 Tage), die schon etwas

weiter vorgeschrittene Stadien repräsentieren, aber immer noch den Darm geschlossen zeigen. Die neuen Anlagen der nervösen Centralorgane erscheinen stärker, die Zahl der Ganglienzellen vermehrt, ebenso die der Nervenfasern, die ganze Anlage kompakter, aber gegen das übrige Gewebe nicht scharf abgegrenzt, denn da, wo das alte Bauchmark aufhört, endigen auch die Hüllen desselben, und die neuen Teile besitzen noch nichts derartiges. Der Ganglienzellbelag erstreckt sich über die ganze Neuanlage, doch liegen die Zellen im Bauchmark ventral und lateral, im Gehirnganglion mehr dorsal, also ähnlich wie beim normalen Wurme. Ein Unterschied zwischen den einzelnen Zellen, abgesehen von Größendifferenzen, läßt sich nun kaum mehr feststellen, nur hie und da erscheint eine Zelle, welche jenen dunkeln Fortsatz noch aufweist, wie wir ihn früher bei jenen Elementen gefunden, die aus der Epidermis zugewandert sind. Das Regenerat hat sich sonst nicht stark verändert, es stellt immer noch eine ziemlich kompakte Masse vor, an der an der Peripherie die Anlage des Hautmuskelschlauches durch die Faserrichtung zu erkennen ist.

Die Einstülpung des Körperepithels da, wo der Darm sich demselben am meisten genähert hat, ist stets mehr oder weniger ausgesprochen vorhanden. Es ist nun denkbar, daß es sich um eine zufällige Bildung handelt, die etwa durch das Zurückziehen des Darmes bei der Fixierung zustande kommt; allein solches ist unwahrscheinlich in den Fällen, wo das Regenerat sonst schön ausgestreckt erscheint, und ausgeschlossen in Fällen, wie sie z. B. durch Fig. 33 dargestellt werden. Hier tritt jene Einstülpung mehr als Spalte, denn als trichterförmige Vertiefung auf, und der Darm hat ein ganz schmales Divertikel, das nur auf wenigen Schnitten zu beobachten ist, in das Regenerat hineingesandt; das Divertikel geht nun neben der Einstülpung noch eine Strecke weit nach vorn; hätte sein Zurückziehen die Epidermiseinstülpung hervorgerufen, so müßten die Enden desselben und des Darmastes ja direkt übereinander liegen. Außerdem stellt hier das ganze Regenerat eine so kompakte Masse vor, daß ein derartiges Zurückziehen alles in den relativen Lagebeziehungen alteriert haben würde, was nicht der Fall ist. Aehnliches können wir auch an dem bereits beschriebenen Querschnitte (Fig. 30) konstatieren, wo ebenfalls das Ende der Epidermiseinstülpung und das des vordersten Darmabschnittes nebeneinander liegen. An einem Präparat ließ sich übrigens eine solche künstlich hervorgerufene Einstülpung, und zwar eine sehr tiefe, deutlich nachweisen (Fig. 34); hier sind aber Gehirn und

Kommissuren mit in die Tiefe gezogen, und ersteres liegt wieder über jener Stelle, wo die stärkste Annäherung zwischen Körper- und Darmepithel stattfindet.

Im übrigen zeigen diese Serien nichts, was nicht mit dem früher Beschriebenen übereinstimmen würde.

Mit einer All. terrestris (25 Tage, November) treffen wir nun auf ein Stadium, wo der Durchbruch des Darmes aufs nächste vorbereitet ist (Fig. 35). Das Regenerat hat hier bereits eine weitere Differenzierung erfahren, indem in der bis dahin kompakten Masse desselben eine Gliederung eingetreten ist; die jungen Muskelfasern haben sich hauptsächlich zum Hautmuskelschlauch und zur Pharynxmuskulatur gruppiert, im Inneren finden sich kleinere und größere Hohlräume, die auf das baldige Auftreten einer segmentierten Leibeshöhle hinweisen. Darm und Körperepithel haben sich bis zur Berührung genähert und zwar an jener Stelle, wo die Einstülpung des letzteren am tiefsten ist (Fig. 36). Die Cuticula der Epidermis reicht bis zu dieser Stelle hin, d. h. sie kleidet die Einstülpung vollständig aus; allein auch das benachbarte Darmepithel weist einen einer Cuticularbildung ähnlichen Saum auf, von dem wir nachher sprechen werden. Es fällt weiter auf, daß jene Strecke des Körperepithels, die direkt dorsal auf den eingestülpten Teil folgt, eine besondere Dicke aufweist (Fig 35 *V*); wir dürfen deshalb dieses Stück jetzt schon als der Spitze des zukünftigen Prostomiums angehörig betrachten, weil beim normalen Wurme hier das nämliche Verhalten zu konstatieren ist; endlich wollen wir erwähnen, daß bei allen Stadien kurz vor dem Durchbruch des Darmes sich noch Mitosen in allen Teilen des Regenerates finden, speciell auch an der eingestülpten Strecke der Epidermis und an dem vordersten Darmabschnitt.

Die Bilder, die sich jetzt anschließen, zeigen den Darm vorn nach außen geöffnet (2 Serien: All. terrestris, 22 Tage [Juni] und 26 Tage [November]), aber zunächst nur an einer engen Stelle. Die Einsenkung des Körperepithels ist hier trichterförmig, und am Grunde des Trichters hat die Kommunikation des Darmrohres mit ersterer statt; der Durchmesser dieser verengten Stelle beträgt in den beobachteten Fällen beidemal ungefähr 150 μ. Im übrigen sind diese Objekte (Fig. 37 und 38) in der Ausbildung der Regenerate noch nicht so weit vorgeschritten, wie das eben besprochene kurz vor dem Durchbruche des Darmes. Gehirnganglion und Schlundkommissuren liegen noch ganz an der Spitze des Regenerates, jenes über der trichterförmigen Epidermiseinstülpung,

diese die Einstülpung umfassend. Eine Prostomiumanlage ist noch in keiner Weise vorgezeichnet.

Wir sind nun bei einem bemerkenswerten Stadium des ganzen Regenerationsvorganges angelangt, dadurch vor allem charakterisiert, daß das neugebildete Gehirnganglion am vorderen Ende des kegelförmigen Regenerates dorsal von einer kurzen, trichterförmigen Einstülpung des Körperepithels liegt, einer Einstülpung, deren hinteres Ende in offener Kommunikation mit dem Darmkanale steht.

Die Regeneration schreitet jetzt rasch weiter. Um die Zeit der Oeffnung des Darmrohres nach außen beginnt auch die Segmentierung des neuen Stückes sich geltend zu machen; dies ist natürlich ein wichtiger Punkt, der die eingehendste Beachtung verdient, zumal damit die schwierige Frage der Segmentierung des Annelidenkopfes im allgemeinen aufs engste berührt wird. Ich muß aber darauf verzichten, jetzt darüber Näheres anzugeben; denn meine Präparate scheinen mir in ungenügender Weise verbindende Stadien zu bieten, um etwas Sicheres aussagen zu können. Die Lösung dieser Frage wird vor allem dadurch schwierig, weil von jetzt ab die Regenerate in ihrer zeitlichen Ausbildung immer größere Differenzen aufweisen, weil ferner sehr häufig Anomalien, wenigstens in der äußeren Segmentierung, auftreten, weil endlich die Segmentierung dieser Körperregion so wie so lange nicht so scharf ausgesprochen ist wie in den weiter hinten gelegenen Körperabschnitten, wo die Dissepimente deutlich die Segmentgrenzen bezeichnen So viel sei aber gesagt, die Segmentierung geht offenbar am neugebildeten Vorderende weder einfach von vorn nach hinten (wie z. B. Fielde (85), angiebt), noch schreitet sie bloß in umgekehrter Richtung vor. Einmal läßt sich aus den Präparaten deutlich ersehen, daß der dem alten Stücke zunächst gelegene Abschnitt des Regenerates stets am weitesten differenziert ist; anderseits erkannten wir zur Zeit des Darmdurchbruches, wenn das Gehirnganglion noch ganz vorn liegt, schon an dem verdickten Epithel die Anlage des Prostomiums, und dies letztere bildet sich auch gleich nachher aus; beim fertigen Regenerate liegen aber die vordersten Nervencentren, in der Regel wenigstens, wie beim normalen Tiere, das Gehirn im 3., das Unterschlundganglion im 3. oder 4. Segmente. Es haben sich daher zwischen Prostomium und Gehirnganglion noch 2 weitere Segmente auszubilden. Dies, wie gesagt, nur so nebenbei zum Beweise, daß die Sache sehr

kompliziert ist. Zur sicheren Lösung der Frage bedürfte es jedenfalls auch einer genaueren Untersuchung der Neubildung der übrigen Organe, vor allem der Nephridien, die allerdings in den ersten Segmenten fehlen, dann der Borsten, der Gliederung des Hautmuskelschlauches etc., alles Dinge, die ich vor der Hand nicht weiter verfolgt habe. Wir wollen also unsere Betrachtungen, was die weitere Ausbildung des Regenerates anbetrifft, vorläufig abschließen, nachdem wir noch erwähnt haben, daß die neuen nervösen Teile noch lange Zeit der Hüllen entbehren; diese hören an der Grenze des Regenerates auf.

Eine Frage muß aber doch noch näher berührt werden. Wie steht es mit der weiteren Ausbildung des Vorderdarmes? Die kurze Einstülpung des Körperepithels geht anfangs bis in die Gegend der Schlundkommissuren, weil eben letztere noch weit vorn liegen. Bleibt nun, wenn die vordersten Nervencentren ins 3. resp. 4. Segment zurückverlegt werden, die relative Lage genannter Teile dieselbe, mit anderen Worten, bildet sich das Darmepithel der 3 ersten Segmente aus den eingestülpten Epidermiszellen, oder aber liefern die ursprünglichen Darmzellen dazu die Hauptsache, und behält die Epidermiseinstülpung ihre anfängliche Kürze bei? Es ist klar, daß auch diese Frage im Zusammenhange mit der Segmentierung des Regenerates steht und eigentlich gemeinsam mit dieser behandelt werden müßte. Wir können dieselbe aber auch noch auf anderem Wege beantworten und so die wahre Bedeutung jener Epidermiseinstülpung mit ziemlicher Sicherheit feststellen.

Zu dem Zwecke müssen wir zunächst mit einigen Worten auf die Anatomie und Histologie des Vorderdarmes der Regenwürmer eintreten. Durch den unter dem Prostomium gelegenen Mund gelangen wir zunächst in eine ziemlich geräumige Mundhöhle, die sich bis in die Gegend der Schlundkommissuren erstreckt; dort verengt sich das Lumen des Darmkanales; es folgt sodann ein Abschnitt, der als Pharynx bezeichnet wird, und der vor allem durch die an ihn sich anheftende, dorsal außerordentlich stark entwickelte Muskulatur ausgezeichnet ist; er geht bis zum 6. Segment, d. h. die dorsale Verdickung häufig ins 6. hinein; es schließt sich daran der Oesophagus an, dem Kropf, Muskelmagen und eigentliches Intestinum folgen. Uns interessieren hier nur Mundhöhle und Pharynx.

Während über die feinere Struktur der Mundhöhlenwandung in der Litteratur nicht viel Näheres zu finden ist (Langdon, 95,

hat dort das Auftreten von Sinnesorganen gleich wie in der Epidermis nachgewiesen), gehen die Angaben über den histologischen Bau des Pharynxepithels wesentlich auseinander. CLAPARÈDE (69) schreibt, daß in der Schlundhöhle zunächst eine dicke, auf dem Querschnitte streifige Cuticula zu finden sei, auf welche dann das Epithel folge. Diese Notiz findet sich in VOGT und YUNG's (88) vergleichender Anatomie, welche sich für die Beschreibung des Regenwurmes im wesentlichen an CLAPARÈDE's grundlegende Monographie hält, wieder; auch hier ist von einer feingestreiften Cuticula die Rede. BEDDARD (95, Monographie der Oligochäten) schreibt: „The pharynx has usually exceedingly muscular walls, the musculature being dorsal; the lumen is folded and ciliated, in the lower Oligochaeta, and dorsally, as BENHAM has lately pointed out in the earthworms — at least in many earthworms". BENHAM (91) selbst, ich führe dies an, weil es bei BEDDARD nicht zu ersehen, hat diese Beobachtung bei Gelegenheit der Beschreibung einer tropischen Regenwurmform: Eminia aequatorialis, niedergelegt. Ueber den Pharynx sagt er: „The lumen is of different shape in different parts of the pharynx, as CLAPARÈDE figured some twenty years ago. One of the most constant diverticula is a dorsally placed, flattened, and laterally extended pouch, communicating with the general pharyngeal cavity anteriorly, or sometimes along its whole extent. The epithelial cells of the roof of this dorsal pouch differ from those of the floor; the latter are short, columnar or sometimes nearly cubical cells, with a distinct cuticle and a round nucleus. The cells forming the upper lining of the dorsal pouch are very much longer and narrower; the nucleus is elongated, oval, and lies usually near the base of the cell; moreover, these d o r s a l c e l l s a r e c i l i a t e d. This last fact I have observed in several genera, including Allolobophora, Criodrilus, Allurus and others; and am unaware of any previous mention of the fact in earthworms ect." Ganz ähnliche Bemerkungen finden sich auch in einer späteren Abhandlung BENHAM's (92) über 2 Regenwürmer aus New Zealand.

ROSA (93) giebt eine ganz entsprechende Beschreibung vom Lumbricidenpharynx, ob auf Grund eigener Beobachtungen oder in Anlehnung an obiges von BENHAM, ist nicht festzustellen.

Uebrigens findet sich die nämliche Beobachtung, wenn auch versteckt, in der Oligochätenmonographie von VEJDOVSKY (84). Nachdem die Bewimperung des Pharynx bei niederen Formen betont worden, heißt es: „Die vertikalen Längsschnitte durch den

Pharynx zeigen, daß dessen innere wimpernde Epithelschicht verschiedene Falten und Aussackungen bildet, welche vornehmlich bei den Lumbriculiden, Lumbriciden und Criodrilus etwa in Gestaltsverhältnissen vorkommen, wie auf der Taf. XIV Fig. 1 darstellt." Freilich schreibt er sodann wieder weiter unten: „Die innere Epithelschicht des Pharynx ist etwas höher als die der Mundhöhle und besteht aus schönen kubischen (Nais) oder cylindrischen Zellen (Tubifex, Criodrilus, Dendrobaena, Lumbricus), die nach innen eine schwache Cuticulalage absondern."

Die Behauptung, daß in der Pharynxhöhle der verschiedensten Regenwurmarten ein Wimperepithel vorkomme, ist durchaus zutreffend; doch lassen sich die Beobachtungen von Benham noch weiter ergänzen, indem Cilien nicht nur an der dorsalen Wandung, sondern auch an anderen Stellen, so auch am Boden der Höhle sich finden, nur sind sie hier nicht auf längere Strecken, sondern bloß stellenweise vorhanden; ferner handelt es sich nicht um ein einfaches, sondern ziemlich kompliziert gebautes Wimperepithel, auf welchen Punkt wir gleich weiter unten eintreten wollen.

Kehren wir nun zunächst zu unserem eigentlichen Thema zurück und fragen wir: wozu dieser Exkurs über den Bau des Pharynxepithels? Wir erinnern uns, daß nach Entfernung der 5 ersten Segmente, eine Operation, die an unseren Versuchstieren im allgemeinen vorgenommen wurde, doch häufig noch ein Stück des Pharynx zurückbleibt. Wir haben sodann die weitere Ausbildung des Darmes bei der Regeneration nicht näher verfolgt, sondern bloß darauf hingewiesen, daß zur Zeit, wenn die ersten Mitosen in der Regenerationsknospe sich zeigen, solche auch bei den Darmepithelzellen auftreten, daß diese Zellen sich lebhaft vermehren, der Darm als Ganzes in das Regenerationsgewebe hineinwächst, eine Abgrenzung hier nur undeutlich statthat, so daß es unentschieden bleiben mußte, ob nicht auch Darmzellen ins Regenerationsgewebe hineinwandern. Der Darm selbst ist dann zur Zeit, wenn sich die nervösen Centralorgane neugebildet haben, bis gegen die Spitze der kegelförmigen Regenerationsknospe vorgewachsen; eine kurze Einstülpung des neuen Körperepithels kommt ihm entgegen, und schließlich sind Darm- und Körperepithel bis zur Berührung genähert. Bei dieser Gelegenheit erwähnten wir zum ersten Male, daß, gleichwie die Epidermiszellen von ihrem ersten Auftreten an einen deutlichen Cuticularüberzug besitzen, der sich auf der ganzen Strecke der Einstülpung mit aller wünschbaren Klarheit zeigt, auf diesem Stadium auch

die Darmepithelzellen von einem einer cuticularen Bildung ähnlichen Saum begleitet sind. Da nun die jungen Epidermis- und Darmzellen histologisch sich sonst nicht wesentlich unterscheiden, glauben wir in diesen Bildungen (Cuticula etc.) ein Mittel an der Hand zu haben, um auch nach dem Durchbruch noch das Gebiet der eigentlichen Darmzellen und das der eingestülpten Epidermiszellen trennen und damit die eigentliche Bedeutung jener Einstülpung bestimmen zu können; deshalb also das nähere Eingehen auf die histologische Struktur des Pharynxepithels.

Betrachten wir das Verhalten der jungen Darmzellen vor dem Durchbruch; sie sind, wir wollen das nicht vergessen, zum Teil durch Vermehrung der Reste von Pharynxzellen oder dann durch Vermehrung der Zellen des Oesophagus entstanden. Die Bilder, die sich zeigen, sind sehr verschiedenartige: bald treffen wir gar kein besonderes Differenzierungsprodukt an der freien Fläche der Zellen, bald aber einen hellen Saum von verschiedener Höhe und etwas unregelmäßiger Begrenzung; häufig läßt sich an demselben eine deutliche Querstreifung erkennen; in anderen Fällen tritt ein Wimperepithel zu Tage, das sich jedoch auf kleinere oder größere Gruppen von Zellen beschränkt und nie kontinuierlich über den ganzen neuen Teil des Darmes erstreckt. Die Cilien sitzen entweder den Epithelzellen direkt auf und lassen sich oft eine Strecke weit hinein verfolgen, oder aber, und dies häufiger, sie sind an der Basis durch einen Saum verbunden, der die Fortsetzung jenes oben erwähnten quergestreiften oder ungestreiften vorstellen kann (Fig. 39 und 40). Alle diese Bildungen sind im ganzen Bereiche des Lumens des regenerierten Darmrohres aufzufinden und können in mehreren dieser Erscheinungsformen beim gleichen Individuum auftreten. Mit der echten Cuticula der Epidermis ist von allen den Formen nur der helle, ungestreifte Saum zu verwechseln, doch auch er bietet meist noch Unterscheidendes genug. Einmal läßt sich die echte Cuticula, auch wenn sie sich nicht mit Farbstoffen tingiert hat, noch bei ziemlich heller Beleuchtung des Objektes deutlich erkennen, während jener Saum der Darmzellen unter den gleichen Umständen verschwindet; dann ist die Cuticula stets scharf und geradlinig begrenzt, der Saum meist unregelmäßig und, das ist das Auffälligste, jene ist auf allen Schnitten kontinuierlich vorhanden, dieser nur auf kürzere Strecken, und mit seinem Verschwinden können an jener Stelle die anderen Bildungen, Cilien oder quergestreifter Saum, auftreten. So kann mit aller Sicherheit konstatiert werden, daß vor dem Durchbruche des

Darmes nie eine Ausscheidung am freien Rande der Darmepithelzellen zu beobachten ist, welche vollständig einer echten Cuticula gleichen würde. Wichtiger als dies ist jedoch der Umstand, daß in den meisten dieser Regenerationsstadien die Cilien stellenweise bis ans Ende des Darmrohres, bis an jene Stelle, wo Epidermis und Darm sich zur Berührung nähern, verfolgt werden können (Fig. 36). Dies ist ein Beweis, daß jene Zellen, welche vor dem Durchbruche des Darmes nach außen innerhalb der Durchbruchsstelle liegen, ganz als Pharynxzellen angesprochen werden dürfen; denn vor dem Pharynx ist kein Cilienepithel mehr zu finden, weder beim normalen noch beim regenerierten Vorderdarme des Regenwurmes[1]).

Eine weitere Erklärung dieser verschiedenartigen Bilder des Pharynxepithels vermögen wir nicht zu geben. Beim intakten Wurme, wie bei Exemplaren mit regeneriertem Kopfe finden sich die nämlichen Variationen. Allerdings ist die dorsale Fläche der Pharynxhöhle, speciell das dort sich findende Divertikel, soviel ich konstatieren konnte, unter allen Umständen bewimpert und auch mit längeren Cilien versehen; aber auch an dieser Stelle tritt bald ein basaler Saum auf, bald fehlt ein solcher. An den übrigen Teilen sind die Verhältnisse ganz so, wie wir sie für das neu sich bildende Darmepithel beschrieben haben.

Ich habe diese Sache nur des oben genannten Zweckes wegen verfolgt und die weitere Ausbildung des Pharynx bei der Regeneration nicht beobachtet; ich glaubte deshalb auch auf eine eingehendere Untersuchung dieser Verhältnisse, die namentlich auch mit Isolierungsmethoden etc. studiert werden müßten, verzichten zu dürfen[2]). Immerhin möchte ich noch eins anführen.

Vor einigen Jahren hat Greenwood (92) die feinere Struktur der Zellen des eigentlichen Intestinums des Regenwurms beschrieben

---

1) Sinneszellen mit Sinneshaaren sind hier natürlich ausgenommen.

2) Aus dem gleichen Grunde wurde auch nicht auf die umfangreiche Litteratur über den feineren Bau der Wimperepithelien weiter eingegangen. Der hier als „basaler Saum“ bezeichnete Teil ist in den verschiedensten Fällen als aus „Fußstücken“ der Cilien zusammengesetzt beschrieben worden; da ich jedoch keine volle Uebereinstimmung mit jenen Bildern finden konnte, habe ich die Sache lieber in einer, wie es manchem scheinen mag, etwas naiven Weise dargestellt.

und dabei neben den typischen Drüsenzellen andere, diese umgebende, gefunden, welche sehr wechselnde Bilder zeigen. Einmal treten sie als typische Wimperzellen auf, deren Cilien auf einem hyalinen Saum stehen oder durch diesen bis in den Zellkörper eindringen, bald aber zeigen diese Zellen am freien Rande bloß einen hyalinen Saum, der ungestreift sein kann, häufig jedoch quer gestreift erscheint oder deutlich sich aus Stäbchen zusammensetzt. Die Bildungen letzterer Art werden mit den besonders von R. Heidenhain (88) eingehend beschriebenen Stäbchenzellen vom Dünndarm der Wirbeltiere verglichen. Alle diese Zellmodifikationen wechseln sowohl in dem Längsverlaufe des Darmrohres, wie sie auch an den verschiedensten Stellen eines Querschnittes angetroffen werden können. Sie hängen direkt mit der Funktion der Zelle zusammen; wenn diese Fett verdaut, tritt der gestreifte oder aus Stäbchen zusammengesetzte Saum auf und zwar an Stelle der Cilien, die nach Greenwood retraktil sind. Die Bilder, die wir nun vom Pharynxepithel erhalten, sind zum Teil ganz ähnliche, wie sie im Intestinum sich zeigen; nur Stäbchen treffen wir nicht. Selbstverständlich besitzen die Pharynxzellen ganz andere Funktionen als die des Intestinums, und insofern ist die beobachtete Aehnlichkeit eine rein äußerliche; doch könnte es sich ja möglicherweise auch um retraktile Cilien handeln.

Kehren wir jetzt wieder zu jenem Stadium der Regeneration zurück, auf welchem Gehirnganglion, Schlundkommissuren und fehlende Bauchmarkstrecke bereits neugebildet sind, ersteres aber noch ganz vorn im Regenerate liegt, wo ferner eine kurze Einstülpung der Epidermis dem Darme bis in die Gegend der Kommissuren entgegenwächst. Wir wissen nun, daß hier diejenigen Zellen, welche, bevor sich der Darm nach außen geöffnet hat, innerhalb der Durchbruchstelle das Lumen des Darmrohres auskleiden, als zukünftige Pharynxzellen angesprochen werden dürfen, weil sie größtenteils jenes charakteristische Wimperepithel bilden, während die Zellen der Epidermiseinstülpung sich durch ihre Bekleidung mit einer echten Cuticula von ihnen unterscheiden. Nun kommen im Anschluß die 2 bereits beschriebenen Schnittserien, die den Darm an einer verhältnismäßig engen Stelle geöffnet zeigen, wobei gerade aus der Verengerung geschlossen werden darf, daß hier die Verbindung von Epidermiseinstülpung und Darm erfolgt ist (Fig. 37 und 38). In diesen beiden Fällen läßt sich die Cuticula bis an die betreffende Stelle verfolgen und dort hört sie auch auf; innerhalb zeigt sich in einem Falle, direkt an die

cuticularisierten Zellen anschließend, Wimperepithel, d. h. die Einstülpung reicht noch bis zum zukünftigen Pharynx; im anderen Falle weisen die Zellen von der verengten Stelle nach hinten zu kein besonderes Differenzierungsprodukt am freien Rande, erst etwas weiter hinten tritt Wimperepithel auf; eine echte Cuticula kommt aber innerhalb der Durchbruchstelle sicher nicht vor.

Dann folgen ältere Stadien, welche die Ausbildung des Prostomiums, das Zurückwandern des Gehirnganglions ins 3. Segment etc. demonstrieren, Dinge, über die wir nicht mehr weiter diskutiert haben. Ein solches Regenerationsstadium veranschaulicht Fig. 41. Der Darm ist jetzt nach außen weit offen, die Vereinigungsstelle von ursprünglichem Darmepithel und Epidermiseinstülpung ist ohne weiteres nicht mehr zu konstatieren. Wir sehen aber in unserem Falle die Epidermiscuticula bis zum Gebiete des Pharynx reichen und fast überall direkt an Wimperzellen stoßen, wie sie für die Schlundhöhle charakteristisch sind. Das ganze Gebiet, in dessen Bereich eine echte Cuticula auftritt, ist in den Figuren durch blaue Linien bezeichnet. Nicht alle Präparate von ähnlichen Stadien zeigen diese Dinge so deutlich; in manchen Fällen ist die Cuticula weniger weit hinein zu verfolgen, und wo sie aufhört, schließen sich sodann Zellen ohne besondere Bekleidung am freien Rande an. Hier kann natürlich über deren mutmaßliche Herkunft gar nichts weiter gesagt werden [1]). Endlich treffen wir unter den Präparaten, welche zur Demonstration von solchen Stadien dienen, auf welchen die Regeneration im wesentlichen der Vollendung entgegengeht und wo das Gehirnganglion seine definitive Lage einnimmt, eine ganze Reihe, die mit aller Deutlichkeit die ganze Mundhöhle bis zum Pharynx mit einer Cuticula ausgekleidet zeigen (Fig. 42). Diese letztere bildet die unmittelbare Fortsetzung der Epidermiscuticula und zeigt auch den nämlichen Bau; sie ist nie quergestreift wie der basale Saum der Pharynxzellen [2]). Ist beim Wimperepithel

1) Alle diese Dinge, Cuticula, Wimpern, Basalsaum sind bei den gewöhnlichen Färbungen (Hämalaun, Boraxkarmin) oft sehr schwer zu erkennen. Am deutlichsten traten sie bei Anwendung von Hämatoxylin-Kali bichromicum (Apáthy) hervor. Ich habe deshalb in allen zweifelhaften Fällen mit dieser Methode die schon gefärbten, alten Präparate nachbehandelt, und zwar stets mit Erfolg.

2) Diese Darstellung der Cuticula als mehr weniger homogen ist nicht absolut richtig; denn auch die echte Epidermiscuticula zeigt neben einer regelmäßigen Durchbohrung überall da, wo Drüsen- und Sinneszellen vorkommen, eine ganz feine Querstreifung (Cerfontaine, 90, und Retzius, 92), die aber mit jener anderen nicht verwechselt werden kann.

des Pharynx, betreffend dessen wir auf das bereits Gesagte verweisen, der Basalsaum sichtbar, so geht dieser als Fortsetzung der Cuticula weiter (Fig. 43, dorsale Seite); fehlen die Cilien und ist der Basalsaum nicht quergestreift, dann ist allerdings kaum eine Grenze zwischen diesem und der Cuticula zu ziehen.

Résumé. Ueberblicken wir das Gesagte nochmals: Wir konnten feststellen, daß die neugebildeten Zellen des Darmepithels vor dem Durchbruche des Darmrohres nach außen keine echte Cuticula ausschieden, daß sie vielmehr Cilien oder andere Bildungen aufwiesen, wie solche im normalen Pharynx des Regenwurmes vorkommen; wir dürfen somit jene Zellen als zukünftige Pharynxzellen ansehen; andererseits zeigen alle Zellen der Epidermiseinstülpung eine Cuticulabekleidung. Uebergangsstadien, auf welchen das Gehirnganglion ins 3. Segment zurückwandert, und endlich Regenerate, die die einzelnen Organe bereits wieder in definitiver Ausbildung besitzen, zeigen nun vielfach die ganze Mundhöhle, resp. den bis zum zukünftigen Pharynx reichenden Abschnitt vollkommen mit einer Cuticula ausgerüstet; auch bei diesen älteren Stadien ist nichts zu beobachten, das dafür sprechen würde, daß die dem ursprünglichen Darmepithel entstammenden Zellen eine Cuticula abgeschieden haben. Wir schließen somit: es ist höchst wahrscheinlich, daß die erwähnte Epidermiseinstülpung dazu bestimmt ist, das Epithel der ganzen Mundhöhle zu liefern, während das Pharynxepithel sicher vom alten Darm, sei es von den Zellen des Oesophagus oder den überbleibenden des alten Schlundkopfes aus, regeneriert wird, mit anderen Worten: auch bei der Regeneration bildet sich ein Stomodaeum epidermaler Abkunft, das sich etwa bis zum 3. Segment inkl. erstreckt.

Zur Unterstützung des Gesagten sei auch daran erinnert, daß in einzelnen Fällen vor dem Durchbruche des Darmes die Anlage des Prostomiums, soweit es wenigstens den Anteil des Körperepithels an seinem Aufbau betrifft, schon durch eine verdickte Stelle der Epidermis erkennbar ist (Fig. 35, *V*); der nun folgende Epidermisabschnitt, welcher der Einstülpung angehört, zeigt eine Reihe von Mitosen, also weiteres Wachstum; dieses kann aber, weil das vorderste Ende des Wurmes in der Spitze des Prostomiums (verdickte Stelle) bereits gegeben ist, nur in der Richtung nach innen und hinten, d. h. in den zukünftigen Vorder-darm hinein erfolgen.

Wir schließen hier, bevor wir eine Gesamtübersicht der gewonnenen Resultate geben, einen Abschnitt an, betitelt:

Das Verhalten des alten Bauchmarkes während der Regeneration des Kopfes.

Das Bauchmark endigt nach der Operation frei an der Wundfläche und wird dort alsbald von einer Kappe Narbengewebes überdeckt; dann beginnen zuerst Nervenfasern ins Regenerat hineinzuwachsen, und zu gleicher Zeit mit dem Auftreten von Mitosen im Regenerate und dessen Umgebung findet auch im alten Bauchmarke eine rege Zellvermehrung statt. Diese letztere, höchst interessante Thatsache wollen wir noch näher betrachten und uns folgende Fragen stellen: 1) was für Zellen vermehren sich, 2) wie sind diese Zellen gelagert, 3) wann beginnt die Vermehrung und wie lange dauert sie, und endlich 4) was ist über die Herkunft und die Aufgabe dieser Zellen zu sagen?

Bevor wir aber zur Beschreibung der eigenen Beobachtungen übergehen, wollen wir uns etwas über die Kenntnisse vom histologischen Bau des Regenwurmbauchmarkes orientieren und dabei hauptsächlich den für uns wichtigen Punkt berühren, was für zellige Elemente daselbst vorkommen. Die verschiedenen Ansichten über die feinere Struktur des Nervösen, sei es der Nervenfasern oder der Ganglienzellen, sollen dabei ganz beiseite gelassen werden. Es handelt sich hauptsächlich um die Frage, ob im Bauchmarke der Lumbriciden eine Stützsubstanz neben der eigentlich nervösen vorkommt und, wenn ja, wie diese beschaffen ist. Es ist bekannt, daß diese Frage nicht nur für unser Untersuchungsobjekt, sondern für die wirbellosen Tiere überhaupt in keiner Weise sicher beantwortet ist, und gerade was den Regenwurm betrifft, existieren in dieser Hinsicht fast so viele Ansichten, wie überhaupt Anschauungen vom Bau des Nervösen geltend gemacht worden sind, und deren giebt es genug. Wenn wir also gleich eingangs bemerken, daß das Resultat dieser historischen Betrachtung nur das sein wird, daß wir über die Stützsubstanz im Bauchmarke unserer Oligochäten nichts Sicheres wissen, wollen wir doch dieselbe nicht umgehen, weil sich immerhin einige Angaben finden die zur Beurteilung unserer Beobachtungen von Wichtigkeit scheinen.

Zur allgemeinen Orientierung seien noch folgende Thatsachen angeführt. Das Bauchmark wird von besonderen Hüllen umgeben; dorsal gelagert treffen wir in demselben 3 Neurochordröhren, die heute noch Gegenstand lebhafter Diskussion sind; die Ganglien-

zellen sind hauptsächlich lateral und ventral gelegen, und im ganzen Bauchmarke verzweigen sich Blutgefäße.

Was die älteren Autoren, die sich über unseren Gegenstand verbreitet haben, betrifft, so seien nur kurz die grundlegenden Arbeiten von Leydig (64, 64a) und Claparède (69) berührt. Die Hüllen des Bauchmarkes, die von ihnen als Neurilemm bezeichnet werden, bestehen aus 3 Schichten: einem äußeren Neurilemm epithelartiger Natur, einer Muskelschicht, aus Längsmuskeln sich aufbauend, zwischen welchen kernhaltiges Bindegewebe liegt, und einem inneren Neurilemm, das als dünne, homogene Membran erscheint. Im Nervenmarke findet sodann Claparède außer den Ganglienzellen und der fibrillären Punktsubstanz eine „bindegewebige, Virchow's Neuroglia vergleichbare Stützsubstanz“. Eine Menge ovaler Kerne sind sowohl zwischen den Ganglienzellen, wie an der ganzen Innenseite des Neurilemms und an beiden Seiten einer medianen Scheidewand, einer bloßen Fortsetzung des inneren Neurilemms, eingestreut. An Zupfpräparaten zeigen sich diese Kerne von einem Klumpen Protoplasma umgeben, und sie sind von den Bindegewebskörpern anderer Organe nicht zu unterscheiden. Vielleicht tritt auch noch ein anderes Stützgewebe auf, das als ein Stroma von Fäserchen mit eingestreuten Bindegewebskörperchen in Form einer Kapsel die Ganglienzellen umgiebt.

Vignal (83) stimmt in seinen Beobachtungen mit diesen Befunden im wesentlichen überein; auch er unterscheidet die 3 Hüllen des Bauchmarkes, die er noch genauer untersucht und deren innerste er als cuticulare Membran bezeichnet. Dann findet er im Bauchmarke selbst ein Bindegewebe, „tissu conjonctif“, bestehend aus Lamellen, zwischen welche die „cellules conjonctives“ eingestreut sind. Letztere zeigen eine wechselnde Gestalt. Ihre Aufgabe soll sein, einmal die innerste Neurilemmscheide aufzubauen und dann gewissermaßen als viertes Neurilemm zum Schutze der nervösen Elemente in Gestalt eines Polsters zu dienen.

Vejdovský (84) beschreibt in seiner Oligochätenmonographie die 3 Schichten der Bauchmarkshülle und nimmt innerhalb eine bindegewebige, faserige Stützsubstanz an, von der er aber mit Bezug auf ihre Anordnung und Struktur eine ganz andere Auffassung als Claparède hat.

Nansen (87) spricht in seinen vergleichend-histologischen Untersuchungen über das Nervensystem beim Regenwurm von einer Stützsubstanz bindegewebiger Natur, die er Neuroglia nennt, und in welcher ovale Kerne auftreten.

Friedländer (88) hat sodann dem Centralnervensystem von Lumbricus wieder eine specielle Untersuchung gewidmet, aus der für uns nur folgendes in Betracht kommt. Er findet wie seine Vorgänger die Hüllen des Bauchmarkes aus 3 Schichten bestehend; die beiden, bilateral-symmetrisch gelagerten Hauptfaserzüge im Bauchmarke selbst sind je von einer bindegewebigen Separathülle umgeben; beide zusammen schließen den von diesem Autor aufgefundenen medianen Nerv ein. Ueber die bindegewebigen Elemente äußert er sich nicht weiter, ausgenommen, daß er in ihnen Kerne beschreibt, die, nach den Abbildungen zu schließen, mehr oder weniger ovale Gestalt besitzen, und die er in seinen späteren Arbeiten stets als „spindelförmige" Kerne beschreibt.

In Haller (89) treffen wir einen Autor, dessen Arbeit uns speciell interessiert, da er die nicht nervösen Elemente des Bauchmarkes einer eingehenden Beschreibung würdigt. Im Gegensatz zu allen seinen Vorgängern hat er eine ganz andere Auffassung von der Hülle des Bauchmarkes. Die äußerste Schicht der anderen Autoren ist ihm ein Peritonealüberzug, der gar nicht als eigentliche Hülle des Bauchmarkes zu betrachten ist; innerhalb derselben findet sich nun eine dicke Schicht, die als „Neurogliahülle" bezeichnet wird und eine sehr dicke, homogene Scheide um das Bauchmark vorstellt; sie ist im Innern vielfach von Höhlungen durchbrochen, in denselben, doch nicht in allen, liegen die Muskelfasern eingebettet. Man kann sich diese Auffassung im Vergleich zur anderen wohl am besten so zurecht legen, daß man sich die cuticulare Membran (das innerste Neurilemm) über die Muskelhülle verbreitert denkt und die Muskelfasern der mittleren Hülle in die Höhlungen der einheitlichen Scheide versetzt sieht[1]). Wir werden über diesen Punkt später noch sprechen. Die Neurogliahülle sendet im allgemeinen keine Fortsätze (in der Medianlinie aber doch in geringem Maße) ins Innere des Bauchmarkes und ist überall durch einen scharfen Rand abgegrenzt. Wichtiger für uns ist aber, was Haller über die Zellen nicht-nervöser Natur im Innern des Bauchmarkes berichtet. Es sind dieselben, welche Vignal als „cellules conjonctives" bezeichnet. Sie sind jedoch nicht nur zwischen der nervösen Substanz, sondern auch in den Lücken der „Neurogliahülle" (d. h. in der Muskelschicht nach der anderen Auffassung) zu finden. Sie zeichnen sich durch den Besitz

1) Dieser Ansicht von Haller hat sich auch Vejdovský (88—92) in seinen embryologischen Untersuchungen angeschlossen.

eines stark granulierten Zellkernes ohne ausgesprochenes Kernkörperchen aus; der Kern enthält die chromatophile Substanz gleichmäßig verteilt, weshalb er sich mit Farbstoffen dunkel tingiert; er ist nie ganz rund, sondern stets mehr oder weniger langgestreckt. Durch diese Eigenschaften sind solche Kerne stets und sicher von den Ganglienzellkernen zu unterscheiden, welch' letztere sich durch ein (selten zwei) deutliches Kernkörperchen auszeichnen, und deren chromatophile Substanz nie gleichförmig verteilt, sondern mehr peripher liegt, weshalb der Ganglienzellkern auf den gefärbten Präparaten hell erscheint. Die Zellen erstgenannter Art zeigen sich in der verschiedensten Gestalt und müssen als Zellen amöboider Natur betrachtet werden. Sie wandern, wie Haller direkt beobachtet hat, durch Lücken in der Hülle des Bauchmarkes in die Hohlräume der letzteren ein. Gestützt auf diese Befunde und auf andere, die wir hier nicht weiter erwähnen, schließt Haller auf ihre physiologische Funktion, die darin bestehen soll, daß die Zellen verbrauchte Stoffe aus den nervösen Teilen aufnehmen, in die Neurogliahülle führen, dann an die Peritonealhülle abgeben, welch' letztere sie in die perienterische Flüssigkeit entleert; nachher kehren die Amöboidzellen ins Bauchmark zurück. Hierbei stützt er sich auf die Darlegungen von Grobben (88), der vor allem die exkretorische Funktion des Leibeshöhlenendothels behauptet hat. Im übrigen findet Haller, daß außer diesen amöboiden Zellen und den eigentlich nervösen Elementen im Bauchmarke des Regenwurmes (im Gegensatze zu dem der Polychäten) kein weiteres Stützgewebe, keine Neuroglia (nach seiner Auffassung) zu finden sei, da sich die Neurogliahülle im allgemeinen nicht in das Bauchmark hinein verzweigt. Die bindegewebigen Septen Friedländer's existieren nach ihm nicht; der Bauchstrang von Lumbricus ist ein einheitliches Gebilde.

Auch die Auffassung Rohde's vom Bau des Nervösen und speciell der Neuroglia findet für das Regenwurmbauchmark eine Darstellung in der Arbeit von Wawrzik (92), der bei diesem wie bei dem der Polychäten ein Stützgewebe annimmt, das ursprünglich aus dem Subcuticulargewebe hervorgeht und der Neuroglia der Wirbeltiere zu vergleichen ist.

Vejdovský (88—92) hat in den entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen zunächst für Rhynchelmis, wobei er aber die Uebereinstimmung der Vorgänge bei Lumbriciden angiebt, dargelegt, daß bei der späteren Entwickelung des embryonalen Bauch-

markes sich zuerst die LEYDIG'sche Punktsubstanz, von ihm Neuralreticulum genannt, differenziert, und zwar jederseits aus 4 Kern-, resp. Zellreihen. Dieses Neuralreticulum kann deshalb nicht mit der Punktsubstanz identisch sein, welche RETZIUS (92) u. a. als solche annehmen, die aus Fortsätzen der Ganglienzellen und Verzeigungen der Nervenfasern besteht (Dendritenzone). So nimmt denn VEJDOVSKÝ an, daß sein Neuralreticulum möglicherweise ein Stützgewebe bilde; daneben tritt aber noch eine Neuroglia auf, deren Zellelemente demselben Mutterboden wie die Ganglienzellen entstammen, die aber trotzdem als bindegewebiger Natur bezeichnet wird. Die Gliazellen finden sich besonders um das Neuralreticulum, jedoch auch zwischen den Ganglienzellen.

Endlich erwähnt PFLÜCKE (95), der jüngst den feineren Bau der Nervenzellen bei Wirbellosen untersuchte, beim Flußkrebs um die größeren Ganglienzellen eine bindegewebige Kapsel, bestehend aus feinen, häufig wellig gebogenen Fasern, zwischen welchen Kerne von meist ovaler Gestalt eingestreut sind. Die Abbildungen, die von den Nervenzellen bei Lumbricus gegeben werden, lassen darauf schließen, daß hier ein ganz analoges Verhalten vorliegt.

Es wird auffallen, daß in vorstehendem Litteraturabriß die schönen neuen Untersuchungen von RETZIUS (92), LENHOSSÉK (92), CERFONTAINE (92), die mit der GOLGI- und Methylenblaumethode arbeiteten, nicht erwähnt sind: diese sprechen sich nun gerade über den uns interessierenden Punkt, das Stützgewebe, nicht näher aus. RETZIUS erwähnt hie und da „interstitielle Zellen“ und an einer Stelle sagt er: „Im Bauchstrang sieht man oft schön gefärbte, verzweigte Zellen, die einer Art Neuroglia entsprechen oder gar als Bindegewebszellen aufzufassen sind.“

Das Endresultat dieses Ueberblickes ist also, daß wir gegenwärtig noch im Unklaren sind, was für Elemente neben der eigentlich nervösen Substanz im Bauchmarke des Regenwurms vorkommen [1]); darin sind jedoch die Autoren ziemlich einig, daß solche überhaupt auftreten, mögen es nun, wie HALLER will, bloß Zellen amöboider Natur sein, mögen sie bindegewebigen Charakter haben oder der Neuroglia der Wirbeltiere, deren Definition sich ja bloß auf die embryonale Abstammung gründet, entsprechende Gebilde sein; alle Arbeiten, welche sich über die Kerne der fraglichen Gewebselemente aussprechen oder Zeichnungen davon

1) Die kürzlich erschienene Abhandlung von APÁTHY: Das leitende Element des Nervensystems ect., Mit. d. zool. Stat. Neapel Bd. 12, 1897, konnte nicht mehr berücksichtigt werden.

geben, stellen dieselben stets von gestreckter, ovaler, nie runder Form dar; freilich betont eigentlich nur HALLER den durchgreifenden Unterschied gegenüber den Ganglienzellkernen.

Gehen wir zu den eigenen Beobachtungen über: zuerst ein paar Worte über die Hüllen des Bauchmarkes. Die früheren Autoren stimmen unter sich im allgemeinen überein, indem sie 3 solcher Hüllen annehmen; HALLER dagegen vertritt demgegenüber die Auffassung, daß nur eine dicke Hülle vorhanden ist, in deren Lücken die Muskelfasern der Muskelschicht der anderen Autoren eingebettet liegen, und daß die äußerste Schicht als Peritonealhülle gar nicht zu den Hüllen des Bauchmarkes gehört. Letzterer Punkt scheint nicht so sehr von Belang; ob man diesen Peritonealüberzug hinzurechnen will oder nicht, das bleibt wohl der individuellen Auffassung überlassen. Dagegen sprechen die Bilder, die ich zu Gesicht bekam, durchweg gegen die sonstigen Anschauungen von HALLER, was die Bauchmarkscheiden betrifft; sie decken sich vollkommen mit jenen, welche die anderen Autoren beschreiben, die eine gesonderte Muskelschicht als mittleres und innerhalb derselben eine cuticulaartige Membran als innerstes Neurilemm annehmen. Speciell nach Behandlung mit Hämatoxylin-Kali bichromicum oder Goldchlorid-Ameisensäure, aber auch schon bei einfacheren Färbungen, z. B. Hämatoxylin-Eosin, tritt die separate Natur dieser Membran deutlich zu Tage. Dann, und dies spricht wohl für die Richtigkeit dieser Anschauung, sehen wir vorn am Wundrande, wo das Bauchmark aufhört, diese innere Membran auf den Längsschnitten zu beiden Seiten des Bauchmarkes als schmales Band, das vielfach gebogen und gewunden erscheint (s. Fig. 9, in der dieser Teil absichtlich besonders dunkel gehalten ist). Das ist doch ein Beweis für die Individualität dieser Membran, für deren Unabhängigkeit von der umgebenden Muskelschicht. Ferner bekam ich eine Menge Bilder zu Gesicht, welche deutlich Fortsätze dieser Membran ins Bauchmark hinein zeigten, allerdings im allgemeinen nur in der Medianlinie oder deren nächster Umgebung gelegene.

Dies alles sei jedoch mit Vorbehalt gesagt; denn ich habe nur das Verhalten in den vordersten Segmenten beobachtet, und es ist nicht ausgeschlossen, daß unter Umständen an anderen Orten Variationen auftreten können; das beweist auch eine Angabe von FRIEDLÄNDER (88), der, trotzdem er also auf einem anderen Standpunkte steht, am Unterschlundganglion ein ähnliches Verhalten der Bauchmarkshülle beobachtete, wie HALLER es beschreibt. Species- und Altersdifferenzen können hier ebenso in Betracht

kommen. — Bevor wir die Bauchmarkshüllen verlassen, wollen wir uns nochmals erinnern, daß im regenerierten Vorderende dieselben erst sehr spät (nach Monaten) auftreten, und daß zunächst an ihrer Stelle bloß eine dünne Umkleidung, die Fortsetzung der äußersten, peritonealen Schicht, zu beobachten ist. Wir können uns deshalb über die Neubildung dieser Teile nicht weiter auslassen.

Kommen wir jetzt auf das Bauchmark selbst zu sprechen. Zu jener Zeit, da die Nervenfasern in das Narbengewebe hineinzuwachsen beginnen, da in dasselbe jene großkernigen Regenerationszellen einwandern und allseitig eine rege Zellvermehrung sich äußert, sehen wir im alten Bauchmarke, soweit sich dieses auf den Präparaten verfolgen läßt, gewöhnlich etwa 8—10 Segmente weit, also ungefähr bis zum 15., ganz ungewöhnliche Anhäufungen von Zellen und in den Nestern eine Menge Mitosen. Schon bei schwacher Vergrößerung fallen diese Stellen durch ihre dunklere Färbung auf (Fig. 20). Wir haben uns für die Natur dieser Zellen interessiert und zu dem Zwecke die Litteratur durchgegangen, um zu wissen, was für Zellelemente im Bauchmarke überhaupt vorkommen. Das Ergebnis war wenig befriedigend, zeigte aber immerhin, daß neben typischen Ganglienzellen andere auftreten, deren wahre Bedeutung nicht sicher feststeht[1]). In der That sieht man auf den Präparaten, mögen sie nach irgend einer der von mir angewandten Methoden verfertigt sein, einmal die sicheren Ganglienzellen und daneben eine Menge Kerne ovaler, mehr oder weniger langgestreckter Form, deren zugehöriger Zellkörper meist nicht deutlich zu erkennen ist. Durchaus zutreffend sind die Angaben von Haller, die wir oben citiert haben, der die Ganglienzellen mit ihrem, der ungleichmäßigen Verteilung des Chromatins wegen hellen Kern mit großen deutlichen Kernkörperchen von den anderen Elementen, nach ihm Zellen amöboider Natur, leicht unterscheidet, da der Kern der letzteren gerade durch den Mangel eines deutlichen Kernkörperchens und durch dunkle Tinktion infolge gleichmäßiger Verteilung der chromatophilen Substanz ausgezeichnet ist. Dem kann ich vollständig beipflichten. Wenn es nun auch nicht gesagt ist, daß alle diese nicht-nervösen Zellen gleicher Natur sind, indem lange nicht alle, wie Haller abbildet, einen mit Körnchen (nach

1) Auch ich bin nicht imstande, hier weiteres zur Aufklärung zu bieten, da ich, was zur Entscheidung notwendig wäre, mich auf keine nach neueren neurologischen Methoden (einige wenige mit Goldchlorid tingierte ausgenommen) angefertigten Präparate stützen kann. Einige specielle Färbungen wurden versucht, gaben jedoch bis jetzt kein abschließendes Resultat, weshalb ich ganz darüber schweige.

Haller Stoffwechselprodukte) erfüllten Zellkörper zeigen, so können wir doch behaupten, daß alle Kerne, welche nicht Ganglienzellen angehören, von denen der letzteren sich in erwähnter Weise unterscheiden.

Nun sei gleich etwas erwähnt, was in einem merkwürdigen Einklange mit der Angabe Haller's steht, daß es sich hier um amöboide Zellen handelt, welche von der Hülle des Bauchmarkes in dasselbe hinein und umgekehrt wandern. In den Fällen nämlich, wo wir eine allgemeine Lymphzellenüberschwemmung nicht nur in den Räumen der Leibeshöhle, sondern auch zwischen der umgebenden Muskulatur etc. antreffen, finden sich solche Zellen auch in vermehrtem Maße in der Muskelschicht des Bauchstranges. Daß sie hier überhaupt normalerweise vorkommen, hat schon Lim Boon Keng (95) gezeigt; aber noch mehr, auch die Kerne der nicht-nervösen Elemente des Bauchmarkes sind in den gleichen Fällen in vermehrter Anzahl zu sehen. Was folgt daraus? Lymphzellen kommen in der Muskelhülle der Bauchganglienkette sicher vor, Haller hat die dort sich zeigenden Zellen als amöboide beschrieben, hat deren Wanderung ins Bauchmark selbst beobachtet, hat unsere fraglichen Zellen im Innern des Bauchmarkes ebenfalls als amöboide[1]) bezeichnet; wir nun bemerken bei einer allgemeinen Lymphzellenüberschwemmung die gleichen Zellen im Bauchmarke vermehrt: ergo sind es wohl Lymphzellen, die zwischen den nervösen Elementen auftreten; ob nun alle, möchte ich sehr bezweifeln, denn die Angaben von Nansen, Vejdovský, Pflücke etc. deuten doch darauf hin, daß sich daneben noch eine eigentliche Stützsubstanz faseriger Natur mit eingestreuten Kernen vorfindet. Ueber die physiologische Rolle, welche Haller den Amöboidzellen zuschreibt, wollen wir hier nicht diskutieren. Noch ein Weiteres zur Stütze unserer Ansicht. Im Bauchstrange treten, namentlich gegen die Regenerationszone hin, übrigens zum Teil auch im Marke des normalen Wurmes, oft eine Menge ganz heller Zellen mit sehr dunkelgefärbtem Kerne auf, Elemente, wie wir sie bereits beim Narbengewebe beschrieben und abgebildet (Fig. 6) haben, und welche wir ebenfalls als Leukocyten, vielleicht in Teilung begriffene, ansehen. Ihre Kerne können bei flüchtiger Betrachtung leicht Stadien der mitotischen Teilung vortäuschen.

---

1) Racovitza (96) hat die Angabe Haller's aufgenommen und betrachtet diese Zellen als Wanderzellen.

Treten wir endlich auf unsere eigentliche Frage ein, welche Zellen sich im alten Bauchmarke vermehren. In Fig. 21 ist ein Schnitt durch ein solches Zellnest, in Fig. 22a sind einzelne dieser Zellen abgebildet. Die Kerne besitzen ein deutliches Kernkörperchen, die chromatophile Substanz ist mehr oder weniger gleichförmig verteilt, doch nicht in dem Maße, wie bei den fraglichen Elementen nicht-nervöser Natur, und andererseits also etwas mehr als bei den Ganglienzellkernen. Die Kerne sind stets rund und liegen in ein granuliertes Zellprotoplasma eingebettet, das sich mit Hämatoxylin und Karmin ziemlich stark tingiert, ähnlich wie dasjenige der Ganglienzellen. Im ganzen besitzen sie also den Charakter kleiner Ganglienzellen und sind im allgemeinen von den ovalen, eines deutlichen Kernkörperchens entbehrenden Zellen unbestimmter Natur sicher zu unterscheiden. In diesen Anhäufungen lassen sich Zellgrenzen bei den von uns angewandten Methoden gewöhnlich nicht nachweisen; wohl aber ist die Zelle deutlich zu erkennen, wenn sie in Teilung begriffen ist. Diese erfolgt unter mitotischer Teilung des Kernes. Diese Elemente sind auch, wie wir bereits hervorgehoben haben, von den an den neuen Teilen des Nervensystems sich findenden nicht zu unterscheiden, außer daß die sich teilenden Zellen meist, aber nicht durchgängig, etwas kleiner erscheinen als die Mehrzahl der im gleichen Stadium befindlichen Regenerationszellen (Fig. 22). Darin liegt eben die Schwierigkeit, den Anteil, welchen diese Zellen am Aufbau der neuen nervösen Centralorgane nehmen, zu bestimmen, da zu jener Zeit, wenn sie auftreten, das Regenerat bereits von den gleichartigen großkernigen bevölkert wird. So sieht nun aber bloß die große Mehrzahl dieser Zellen aus, und wir wollen nicht verhehlen, daß der Charakter dieser sich im alten Bauchmarke vermehrenden Elemente nicht überall ein gleichartiger ist. Häufig treffen wir in solchen Zellnestern auch Gebilde, die sich vielmehr nach ihrem Habitus in die Kategorie der nicht-nervösen Zellen gruppieren; auch Mitosen zeigen sich häufig, die den beschriebenen nicht entsprechen, indem sie nicht in ein granuliertes Plasma eingebettet sind, sondern von einem im Präparat ganz hellen Zellkörper umgeben werden. Dann liegen die Kernteilungsfiguren oft direkt auf der Wandung eines Blutgefäßes, welches das Bauchmark durchsetzt. Die Unterscheidung ist begreiflicherweise in manchen Fällen sehr schwierig, und hie und da wird man darauf verzichten müssen, die sich vermehrenden Elemente dieser oder jener Zellkategorie zuzuweisen. Es sei aber doch betont, daß

gerade zu jener Zeit, wenn die Vermehrung am stärksten, und da, wo die Anhäufungen am größten, gegen das Vorderende zu, ein Zweifel über die Ganglienzellähnlichkeit der meisten Elemente nicht walten kann; aber auch in den hintersten Segmenten, die überhaupt noch Mitosen und Anhäufungen zeigen, ist die große Mehrzahl dieser Zellen von gleichem Charakter[1]).

Wir haben die fernere Frage gestellt, wie diese Zellen angeordnet seien. In weitaus den meisten Fällen trifft man die Zellnester in den Ganglien. Da nun aber die Konnektive beim Regenwurmbauchmark überhaupt sehr kurz sind und die Ganglien oft fast unmerklich ineinander übergehen, ist damit keine präcise Lagebestimmung gegeben. Allein es zeigt sich doch, daß sich die Anhäufungen mehr oder weniger segmentweise wiederholen, ohne daß sie an eine bestimmte Stelle des Ganglions gebunden wären. Schon an sagittalen Längsschnitten und mit voller Sicherheit an Querschnitten (Fig. 44) läßt sich konstatieren, daß dieselben rechts und links im Bauchmarke symmetrisch zur Mediane auftreten. Meist liegen sie ventralwärts, etwa in der Gegend zwischen den lateralen und ventralen Ganglienzellgruppen. Das ist jedoch nu das häufigste Verhalten. Daneben finden sich einzelne Mitosen, seltener Zellnester an anderen, beliebigen Orten des Bauchstranges, so auch in den Konnektiven. In den meisten dieser Fälle sind es jedoch gerade Zellen nicht-nervöser Natur, die sich hier vermehren.

Wann beginnt diese Erscheinung und wie lange dauert sie? Zunächst sei bemerkt, daß von dem Zeitpunkte an, wo im Regenerate überhaupt Mitosen sich zeigen, bis zu den spätesten Stadien der Regeneration kein Präparat gefunden wurde, das nicht das beschriebene Phänomen deutlich gezeigt hätte. Am stärksten ausgeprägt ist es allerdings zu jener Zeit, da sich die neuen nervösen Teile anlegen; aber die Erscheinung dauert auch noch fort, wenn diese schon ziemlich ausgebildet sind, und auch die Stadien nach dem Durchbruche des Darmes, sogar nach dem Rückzuge des Gehirnganglions ins 3. Segment, zeigen noch lebhafte Zellvermehrung im alten Bauchmarke. Aehnlich verhält es sich mit dem ersten

1) Auch in den Hüllen des Bauchmarkes, speciell in der Muskelschicht, fanden sich hie und da mehrere Segmente vom Regenerate entfernt, mitotisch sich teilende Zellen, die ich zum Teil wenigstens als den zwischen der Muskulatur der Körperwand sich vermehrenden, bereits beschriebenen Elementen gleichwertig erachte.

Auftreten. Zwar wurden bis zum Ende der ersten Woche nach der Operation im allgemeinen bei unseren Objekten keine Teilungserscheinungen im Bauchstrange beobachtet, allein ausnahmsweise doch, so bei einem Stadium von 24 Stunden, obwohl nur in sehr geringem Maße. Später treten die Mitosen und Anhäufungen auch anfänglich in geringem Umfange und nicht an bestimmter Stelle, bald zuerst vorn, bald weiter hinten, bald überall zugleich auf. Von Wichtigkeit ist noch folgende Beobachtung. Auch bei normalen Würmern findet man hier und da an einzelnen Stellen des Bauchmarkes stärkere Ansammlungen von Zellen, die jedoch im großen Ganzen als solche nicht nervöser Natur zu betrachten sind. Haller (89) hat bereits bemerkt, daß die von ihm beschriebenen amöboiden Zellen stellenweise in vermehrter Zahl auftreten. Nun konnte ich im Bauchstrange des Vorderendes eines äußerlich unverletzten Lumbricus rubellus einige wenige sichere Kernteilungsfiguren beobachten; die meisten möchte ich aus den bereits angeführten Gründen den Zellen nicht nervöser Natur zuweisen; eine jedoch war ganz ähnlicher Art wie die bei unseren ganglienzellähnlichen Gebilden; auch sie war in ein granuliertes, stark gefärbtes Plasma eingeschlossen.

Schließlich noch ein paar Worte über die Bedeutung dieser Erscheinungen. Ich kann mich hier bloß in Vermutungen ergehen; denn solange die Natur aller im Bauchmarke des Regenwurmes vorkommenden Zellen nicht aufgeklärt ist, dürfen wir über die Herkunft dieser sich vermehrenden Elemente (wir meinen hier nur die einen, welche den Ganglienzellen ähnlich sehen) kein definitives Urteil fällen. Das Wahrscheinlichste scheint mir aber, daß es sich um kleinere, ganglienzellartige Gebilde handelt, die mehr oder weniger einen embryonalen Charakter bewahrt haben und speciell zum Ersatz der Nervenzellen des Bauchstranges bestimmt sind. Es ließe sich auch denken, daß die Zellen von außen her in das Bauchmark eingewandert seien und etwa mit den großkernigen Zellen des Regenerationsgewebes identifiziert werden könnten. Dagegen spricht nun folgendes: Erstens tritt Zellvermehrung im alten Bauchmarke zum Teil schon ein, bevor großkernige Zellen im Narbengewebe sich vorfinden; zweitens tritt diese Vermehrung durchaus nicht immer zuerst vorn auf, und drittens, dies nur unter Vorbehalt, kommt es möglicherweise auch beim normalen, wenigstens äußerlich nicht sichtbar verletzten Wurme hier und da zur Vermehrung dieser Elemente. Wenn nun

aber die Zellen nicht von außen ins Bauchmark gelangen, müssen sie ja dort jederzeit aufzufinden sein. Dem ist entgegenzuhalten, daß wir dort eine Menge Elemente treffen, die als kleine Ganglienzellen bezeichnet werden, welche ganz wohl als Mutterzellen dieser sich bei der Regeneration vermehrenden angesehen werden können; sie brauchen ja während der Inaktivitätsperiode nicht auffällig gelagert zu sein.

Was ist wohl die Aufgabe unserer Zellen? Es darf mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden, daß sie sich zu Nervenzellen umwandeln; dafür spricht ihr ganzer Charakter; eine andere Frage ist es, ob sie zu Grunde gegangene Zellen des alten Bauchmarkes ersetzen, oder ob sie bei der Regeneration der neu sich bildenden nervösen Centralorgane beteiligt sind. Wahrscheinlich ist beides zutreffend. Für das letztere haben wir bereits einige Argumente beigebracht, und diese, wie noch einige andere, seien hier wieder angeführt. Die Anhäufungen und Mitosen sind stets in den an das Regenerat grenzenden Teilen des Bauchstranges am zahlreichsten und stärksten; ganz vorn, wo die Nervenfasern auswachsen, gehen sie mit diesen in den regenerierten Teil hinein (Fig. 19). Vor allem aber ist die Zahl dieser Zellen in den typischen Fällen so groß, daß sie unmöglich bloß zum Ersatz zu Grunde gegangener Zellen des alten Centralnervensystems dienen können. Daß sie aber jedenfalls nur einen Teil der neuen nervösen Partien bilden helfen und daß an deren Aufbau wesentlich Elemente epidermaler Abkunft beteiligt sind, ist uns bereits bekannt. Anderseits lassen sich auch genug Gründe anführen, die für die zuerst berührte Aufgabe sprechen, also für den Ersatz im Gebiete des alten Bauchstranges, so vor allem, daß die Vermehrung noch fortdauert, wenn die neuen Teile schon mehr oder weniger ausgebildet sind und nur noch Größenzunahme erfahren, ferner die bilateral-symmetrische Anordnung dieser Elemente und ihre intime Lagebeziehung zu den Ganglienzellgruppen, endlich, wieder unter Vorbehalt gesagt, die Möglichkeit der Vermehrung beim normalen Wurme.

Zum vollen Beweise für die letztgenannte Aufgabe müßte nun die Degeneration der alten Bauchmarkselemente nachgewiesen werden. Da aber über solche Erscheinungen auf dem Gebiete der wirbellosen Tiere, meines Wissens wenigstens, keine Beobachtungen vorliegen und mir anderseits praktische Kenntnisse in der Hinsicht fehlen, ist die Beantwortung dieser Frage sehr heikel; zudem können hier nur specifisch neurologische Methoden zu sicheren

Schlüssen führen. Ich will aber immerhin einiges von dem, was ich beobachten konnte, anführen. Einmal finden sich vor allem in den vordersten, direkt an das Regenerat grenzenden Partien des alten Bauchmarkes Ganglienzellen, die sicher stark alteriert sind. Der Kern ist geschrumpft, eingebuchtet, das Protoplasma der Zelle stark vakuolisiert [1]), häufig sogar sehen wir eine Stelle, an der offenbar, nach der Form zu urteilen, eine Ganglienzelle gelegen hat, ganz leer. Solche Bilder treten aber, allerdings weit weniger häufig, in den hinteren Segmenten, wo noch Mitosen zu konstatieren, also z. B. im 15., ebenfalls auf. Wenn dies nun für die Thatsache der Degeneration zu sprechen scheint, ist nicht zu vergessen, daß gerade durch die neueren Untersuchungen wahrscheinlich gemacht wird, daß die Fortsätze der Nervenzellen des Lumbricidenbauchstranges im allgemeinen nicht sehr weit über die nächstfolgenden Segmente sich verbreiten, wenigstens werden außer den fraglichen Neurochordröhrennervenfasern keine beschrieben, welche das Bauchmark auf längere Strecken durchlaufen. Wie soll man da eine Degeneration noch 10 Segmente hinter der Verletzungsstelle, vermutlich aber noch weiter hinten, weil sich die Mitosen wohl auch noch weiter erstrecken, erklären? Ueber die Degeneration der Nervenfasern kann ich mich mangels geeigneter Präparate gar nicht aussprechen. Nach der Fixierung mit Flemming'scher Lösung ergaben sich Bilder, wie Fig. 18 eines darstellt. Zwischen den auswachsenden Nervenfasern und ein Stück weit in das alte Bauchmark hinein zeigten sich tiefschwarze Massen, ziemlich langgestreckt und von breiterem Querschnitt als die Nervenfasern, häufig vorn keulig angeschwollen. Es sind offenbar die gleichen Gebilde, die Friedländer (95) S. 271 beschreibt und die er als Degenerationsprodukte auffaßt, die speciell auch das Vorhandensein markhaltiger Substanz an diesen Fasern beweisen sollen. Solche Bilder zeigten sich nur ganz vorn im Bauchmark, was aber damit zusammenhängt, daß die betreffende Fixierungsflüssigkeit wenig weit eindringt.

Es ist also die Erklärung dieser Vorgänge in der alten Bauchganglienkette sehr problematischer Natur, und es wird bloß mit Hilfe der neueren Untersuchungsmethoden zum Studium des Nervensystems gelingen, Klarheit zu schaffen; dennoch glaubte ich, ohne

1) Es ist nicht zu übersehen, daß nach Pflücke (95) auch in normalen Nervenzellen des Regenwurmes häufig große Vakuolen auftreten.

daß ich selbst zu letzteren Zuflucht genommen, mich über diese Dinge etwas weitschweifig aussprechen zu dürfen, weil es sich um einen Befund handelt, der wohl in ähnlicher Art bis jetzt nicht bekannt ist und der deshalb auch ein weiteres Interesse erwecken dürfte. Die Art der Vermehrung von Ganglienzellen wie Rohde (96) sie kürzlich darlegte, hat mit der oben beschriebenen Zellvermehrung zunächst nichts zu thun; denn dort handelt es sich um direkte Kernteilung und zwar in einer Art und Weise, wie sie nur auf Grund der von Rohde verteidigten Ansicht über die Beziehungen von nervöser Substanz und Neuroglia ihr volles Verständnis findet. Ob dagegen irgendwelche Beziehungen zu dem in den letzten Jahren wiederholt beschriebenen Auftreten von Centrosomen und Attraktionssphären bei Nervenzellen verschiedener Tiere (z. B. auch Polychäten und Helix) bestehen, ist fraglich. Es ist nur zu betonen, daß in unserem Falle gar keine Anhaltspunkte vorhanden sind, wonach typische Ganglienzellen, d. h. solche, die bereits funktionierten, sich etwa geteilt und jene Gebilde von embryonalem Charakter geliefert hätten.

Endlich wollen wir noch berücksichtigen, daß bei Wirbeltieren bei Erkrankungen nervöser Teile Kernteilungen auf mitotischem Wege in Ganglienzellen beobachtet wurden (siehe z. B. Zusammenstellung der betreffenden Litteratur bei Obersteiner [96] S. 175 und 176), die jedoch nicht zu reparativen Prozessen führen. Es wäre nun nicht ausgeschlossen, daß einige der in unseren Fällen beobachteten Mitosen in gleicher Weise erklärt werden müßten, niemals aber die große Mehrzahl derselben.

Zusammenfassung.

1) Die hier gegebenen Resultate beziehen sich hauptsächlich auf Allolobophora terrestris Sav., in zweiter Linie auch auf All. caliginosa Sav. und Lumbricus herculeus Sav. Alle Objekte waren ungefähr der 5 vordersten Segmente beraubt worden, auf welche Operation hin stets Regeneration unter Neubildung von Segmenten erfolgt.

2) Die jüngeren Stadien, etwa bis zum Ende der ersten Woche reichend, zeigen folgendes:

Es bildet sich an der Wundstelle sofort nach der Operation ein Narbengewebe, dessen erste Grundlage Lymphzellen sind, in welchem aber auch schon nach wenigen Stunden spindelförmige

Zellen auftreten, deren Herkunft nicht festgestellt werden konnte, die aber kaum durch Streckung von Lymphzellen entstanden sind. Beiderlei Elemente sind eng vermengt; die spindelförmigen Zellen ordnen sich später in regelmäßigen Zügen, welche in der Fortsetzung der Längsmuskulatur liegen. Das Narbengewebe verschließt die Wundstelle nach außen; es wird in wenigen Tagen nach der Operation von einem neuen Körperepithel überwachsen, das offenbar vom alten aus gebildet wird, ohne daß die Zellen des letzteren sich unter mitotischer Kernteilung vermehren. Die neue Epidermis besteht anfangs und noch längere Zeit aus durchaus gleichartigen Zellen; vor allem lassen sich keine Drüsenzellen nachweisen; sie wird frühzeitig von einer Cuticula bedeckt. Der Darm zieht sich, das ist wenigstens das Normale, bevor das Narbengewebe vom Körperepithel vollständig überdeckt wird, zurück, schließt sich durch Verwachsen der freien Ränder und wird von der Epidermis stets durch das Narbengewebe getrennt. Die meisten übrigen Organe endigen mit ihren Stümpfen am Narbengewebe, speciell das Ende des Bauchmarkes wird frühzeitig von einer Kappe des letzteren bedeckt. Auf diesen jüngsten Stadien sind im allgemeinen im Regenerat und dessen Umgebung keine Mitosen bemerkbar, und im Narbengewebe fehlen durchweg jene großkernigen Elemente, die sich dort später finden.

3) An den folgenden älteren Stadien wurde hauptsächlich die Neubildung des Centralnervensystems und des Vorderdarmes studiert.

a) Nach Ablauf der erwähnten jüngsten Regenerationsstadien tritt in allen Teilen in der Gegend des Regenerates und im Zusammenhange mit der Vergrößerung der Knospe eine lebhafte Zellvermehrung mit mitotischer Kernteilung auf, so namentlich auch in der neuen Epidermis und den angrenzenden Teilen der alten. Jetzt bevölkert sich das Narbengewebe mit Zellen, die gegenüber den bis dahin dort vorkommenden einen großen Kern mit sehr deutlichem Kernkörperchen besitzen; wir haben diese Elemente als Regenerationszellen, das Narbengewebe plus dieselben als Regenerationsgewebe bezeichnet, ohne damit irgendwie ausdrücken zu wollen, daß die Regeneration allein von hier ausgehe. Die Regenerationszellen sind einmal von der neuen Epidermis eingewandert; dann stammen sie von großkernigen Elementen, die sich zwischen den angrenzenden Teilen der alten Muskulatur stark gehäuft finden und von denen nach den Litteraturangaben nicht festgestellt werden konnte, ob es sich um Kerne von Muskelfasern,

von Muskelbildungszellen oder Gebilde anderer Natur handelt. Doch sind dies nicht die einzigen Quellen der Regenerationszellen, welche, wenn sie einmal in der Tiefe des Narbengewebes liegen, alle mehr oder weniger gleichartig erscheinen; so liefert vermutlich später auch das Darmepithel seinen Beitrag dazu. Das alte Bauchmark zeigt ein auffälliges Verhalten. Das erste, was sich geltend macht, ist das Auswachsen der Nervenfasern ins Regenerationsgewebe hinein; dann treten aber im Bauchstrange Zellanhäufungen auf, die im wesentlichen aus Zellen bestehen, welche von den Regenerationszellen kaum zu unterscheiden sind. Da die Zellnester bis ins Regenerat hineinreichen, ist auf diesem Stadium der Anteil, den die einzelnen Elemente am Aufbau der neuen nervösen Teile nehmen, unmöglich genau festzustellen; höchst wahrscheinlich beteiligt sich aber das alte Bauchmark außer durch die auswachsenden Nervenfasern auch durch die sich vermehrenden zelligen Elemente daran.

b) Die Gesamtanlage der neuen Teile des Centralnervensystems kommt in der Weise zustande, daß die Nervenfasern gleich wie der Darm immer weiter ins Regenerat hineinwachsen, daß dann die Fasern den Darm zu beiden Seiten an jener Stelle umfassen, wo er dem Körperepithel am meisten genähert ist, daß endlich jetzt auf der ganzen Strecke dieser Neuanlage, namentlich auch am dorsalen Ende über dem Darm, Zellen sich anlegen, welche der jungen Epidermis entstammen. Sie bilden einen kontinuierlichen Zellbelag bis zur alten Bauchmarkstrecke, und der dorsal über dem Darm gelegene Teil bezeichnet das zukünftige Gehirnganglion, an dem sich zuerst eine stark ausgesprochene bilaterale Symmetrie erkennen läßt, in Form zweier Zellanhäufungen, die durch eine dünne mediane Brücke verbunden sind. Während der ganzen Dauer der Bildung des neuen Centralnervensystems war keine größere zusammenhängende Abspaltung von Epidermiszellen, sondern nur Zuwanderung einzelner Zellelemente zu beobachten. Daneben finden sich in den neuen nervösen Teilen noch Zellen, welche schon früher zwischen den auswachsenden Nervenfasern lagen, die wohl zum größten Teil aus dem alten Bauchmarke stammen, zum Teil sich aber auch aus anderen Regenerationszellen rekrutieren mögen. Im letzteren Falle handelt es sich höchst wahrscheinlich auch um solche epidermaler Abkunft.

c) Zur Zeit, wenn die Gesamtanlage der nervösen Centralorgane auftritt, wird eine trichterförmige Einstülpung der Epidermis bemerkbar, die dem vordersten Abschnitt des Darmes

entgegenwächst und schließlich sich am Grunde des Trichters in das Darmlumen öffnet. Dieses Stadium der Regeneration ist sehr bemerkenswert, weil jetzt das Gehirnganglion und die Schlundkommissuren noch ganz vorn im kegelförmigen Regenerate liegen, jenes über der Epidermiseinstülpung, diese die Stelle, wo letztere ins Darmlumen übergeht, umfassend. Die weitere Ausbildung des Regenerates, die Anlage des Prostomiums, die Segmentierung, das Zurückschieben des Gehirnganglions ins 3. Segment wurden nicht näher studiert. Auf anderem Wege konnte aber höchst wahrscheinlich gemacht werden, daß die Einstülpung der Epidermis dazu bestimmt ist, die Wandung der gesamten Mundhöhle, d. h. des vordersten Darmabschnittes bis zum 3. Segment inkl., zu liefern. Es wird also bei dieser Regeneration ein Stomodaeum epidermaler Abkunft gebildet. Das regenerierte Pharynxepithel geht aus den Zellen des alten Darmes hervor. Es findet sich im Pharynx wie beim normalen Wurme ein Wimperepithel, doch nicht nur dorsal, sondern ringsum (an den meisten Stellen allerdings nicht kontinuierlich vorhanden). Von der weiteren Ausbildung der neuen nervösen Teile sei noch erwähnt, daß die Hüllen derselben erst sehr spät auftreten.

4) Im alten Bauchmarke sind während der Zeit, in der sich diese Regenerationsvorgänge abspielen, starke Anhäufungen von Zellen mit vielen Mitosen sichtbar. Die ganz ungewöhnliche Erscheinung läßt sich im ganzen Bereiche des alten Bauchstranges, der zu beobachten war (bis ca. zum 15. Segmente), verfolgen. Es sind wesentlich Zellen, die einen ganglienzellähnlichen Charakter besitzen, welche die Anhäufungen zusammensetzen; daneben vermehren sich aber auch solche nicht-nervöser Natur, die nach den vorliegenden Untersuchungen nicht genauer definiert, wohl aber von den Ganglienzellen sicher unterschieden werden können. Einen Teil derselben bilden jedenfalls Lymphzellen. Die beschriebenen Anhäufungen liegen rechts und links von der Medianlinie etwas ventral in den Ganglien. Die Erscheinung hebt allmählich, an keinem bestimmten Orte an; einzelne Mitosen sind schon frühzeitig nach der Operation nachzuweisen; ja sogar im normalen Bauchmarke treten solche auf. Erst wenn die neuen nervösen Teile schon ziemlich differenziert sind und ihre normale Lage einnehmen, hört diese Zellvermehrung auf. Die Zellen, wenigstens die von ganglienzellähnlichem Aussehen, sind vermutlich dazu bestimmt, einerseits sich am Aufbau des neuen Centralorganes zu beteiligen und andererseits zu Grunde gegangene Elemente des alten Bauchstranges zu ersetzen.

Vergleichendes.

Es liegt nahe, die gewonnenen Resultate zunächst mit denen zu vergleichen, welche die Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Regenwürmer bieten. Für uns kommt also nur die Entwickelung des centralen Nervensystems, speciell dessen vordersten Abschnittes, sowie diejenige des Vorderdarmes in Betracht. Um nicht allzu weitschweifig zu werden, müssen wir uns auf das Notwendigste beschränken, da gerade in diesen beiden Punkten die Ansichten sehr auseinandergehen. Im übrigen sei außer auf die Originalarbeiten auch auf die Zusammenfassungen in den Lehrbüchern der Embryologie und vergleichenden Anatomie, sowie, wenigstens für die älteren Autoren, auf die Uebersichten in Vejdovský's (84) Monographie und von Bergh (86) verwiesen. Wir halten uns speciell an das, was über die Entwickelung der Lumbriciden oder naher Verwandter bekannt ist; auf die gesamte Annelidenembryologie, mit der diese Untersuchungen natürlich aufs engste verknüpft sind, einzutreten, würde viel zu weit führen.

Nachdem die Beobachtungen von Wilson (89) und Bergh (90) dargethan, daß das Bauchmark des Regenwurmes den 2 Neuroblasten, Urzellen ektodermaler Abkunft, die sich durch weitere Teilungen zu den Neuralreihen entwickeln, im großen und ganzen seine Herkunft verdankt (über den von Bergh entdeckten medianen Plexus von Nervenzellen und -fasern vermutlich direkt ektodermaler Abkunft sind die Ansichten noch streitig), hat sich auch Vejdovský (88—92) dieser Auffassung angeschlossen, nachdem er zuvor die separate Entstehung der einzelnen Bauchstrangganglien aus je einem Paar Hypodermiszellen behauptet hatte. Nach Wilson sind die Bildungsstätten des Gehirnganglions ebenfalls diese Neuralreihen, d. h. ihre vordersten Enden, doch schon zu einer Zeit, wo die ganze Anlage des Nervensystems noch aufs engste mit dem allgemeinen Ektoderm verbunden ist, so daß man also nicht mit Sicherheit entscheiden kann, ob das Cerebralganglion direkt von den Neuroblasten oder vom Ektoderm im allgemeinen abstammt. Jedenfalls ist aber nach Wilson die Anlage von Bauchstrang, Schlundkommissuren und Gehirnganglion eine gemeinsame und paarige. Demgegenüber geht die frühere Angabe von Vejdovský (88—92 — d. h. von jener Zeit, da er für getrennte Anlage aller Bauchmarksganglien war) dahin, daß sich das Gehirnganglion sowohl bei Rhynchelmis wie bei den Lumbriciden durchaus

unabhängig von der Bauchmarkanlage aus 2 Ektodermzellen (paarige Anlage) bilde und sich erst nachträglich durch Auswachsen der Schlundkommissuren mit dem Bauchstrange verbinde. Gerade über den Punkt spricht er sich sodann in der „Organogenie“ nicht mehr aus. Bergh (95) vertritt in den „Vorlesungen über allgemeine Embryologie“ die Ansicht von der getrennten Entstehung von Gehirnganglion und Bauchmark.

Das Cerebralganglion tritt am Vorderende der Embryonalanlage dorsal vom Stomodaeum auf, und es wird sodann mit den Kommissuren zusammen zu jener Zeit, wenn das Stomodaeum nach hinten auswächst, ins 3. Segment zurückgeschoben; dabei sollen nach Wilson (89) die Bauchstrangganglien der 3 ersten Somiten zu dem Subösophagealganglion verschmelzen. Nach dem gleichen Forscher entstehen die Anlagen des Gehirnganglions im Kopflappen (Prostomium); Vejdovský zeigt jedoch, daß zu jener Zeit noch gar kein eigentlicher Kopflappen vorhanden ist, daß der Mund terminal liegt und erst nachträglich von dem auswachsenden Prostomium überlagert wird.

Die älteren Autoren kannten also die Neuroblasten und Neuralreihen, aus denen das Bauchmark entsteht, noch nicht. Kleinenberg (79) läßt die Bauchganglienkette aus 2 Ektodermsträngen hervorgehen, die nachher zu einer unpaaren Medullarplatte verschmelzen. Eine unpaare, ektodermale Anlage (Scheitelplatte) giebt dem Cerebralganglion Ursprung. Von letzterem wachsen später die Schlundkommissuren aus, um sich mit dem Bauchstrange zu verbinden. Nach Hatschek (76 und 78) geht ebenfalls das Gehirnganglion aus einer unpaaren ektodermalen Scheitelplatte hervor und sendet nachher nach hinten 2 Stränge, die zunächst die Kommissuren bilden, sich dann aber immer weiter nach hinten zu ausdehnen, bis sie die 2 Seitenstränge der Bauchganglienkette gebildet haben; dazu tritt noch eine unpaare Ektodermeinstülpung (Medullarrinne), welche, medial zwischen diesen Strängen gelegen, ebenfalls zur Bildung der nervösen Centralorgane beiträgt. Aus Kowalewsky's (71) Arbeit erwähnen wir, daß er als erster das Nervensystem aus paarigen Verdickungen des Ektoderms hervorgehen läßt.

Darin sind also diese Autoren alle einig, daß sie das Centralnervensystem der Regenwürmer als alleiniges Produkt des Ektoderms hinstellen, und auch die paarige Anlage desselben, wenigstens soweit es das Bauchmark betrifft, scheint nach den neueren Arbeiten sicher; dagegen dürfte über die Anlage des Gehirnganglions, ob

getrennt vom Bauchmark, ob paarig oder unpaar, die Diskussion noch nicht geschlossen sein. Die Beteiligung anderer als ektodermaler Elemente, speciell mesodermaler, wird im allgemeinen nur von Buçinsky (81), dessen Arbeit mir nur aus Citaten bekannt wurde, ferner von Semper (76) (siehe unten) behauptet. Erwähnt sei noch, daß in jüngerer Zeit Roule (89) nach seinen Untersuchungen bei Enchytraeus für die unpaare Anlage des Bauchstranges eintritt.

Was die Entwickelung des Vorderdarmes anbetrifft, so stimmen alle Arbeiten darin überein, daß sich an seiner Bildung eine Einstülpung des Ektoderms beteiligt. Ueber die Größe dieses ektodermalen Stückes ist aber wiederum die Untersuchung noch nicht abgeschlossen. Während die älteren Autoren den eingestülpten Abschnitt einfach als Oesophagus bezeichneten und man daraus schloß, daß das beim erwachsenen Wurme so genannte Stück ektodermalen Ursprunges sei, hat Vejdovský (84) in der Monographie der Oligochäten bereits nachgewiesen, daß der eigentliche Oesophagus aus dem Mitteldarme hervorgeht und der Pharynx das Ende des Stomodaeums darstellt. Wilson (89) kommt zum gleichen Resultate und bezeichnet das Ende des 5. Segmentes, wo der Pharynx aufhört, als die Grenze, bis zu welcher das Stomodaeum einwächst. Vejdovský (88—92) ist jedoch in der Organogenie der Oligochäten von seiner früheren Ansicht zurückgekommen. Er sagt S. 317: „Daß das Stomodaeum der Lumbriciden von Anfang an sich ebenso an das 1. Segment beschränkt, habe ich bereits früher mehrmals hervorgehoben. Dasselbe findet man auch in den späteren Stadien, wo der Embryo sich bedeutend in die Länge erstreckt, nicht selten aber sieht man, daß die Röhre bis in das 2. und 3. Segment reicht. In solchen Fällen ist es schwierig anzugeben, ob der hintere Teil aus den Epiblast- oder Hypoblastzellen besteht; gewiß aber befindet sich im 2. etc. Segmente der mit verdickter Dorsalwandung sich auszeichnende und ausstülpbare Pharynx.“ Wir wissen nun, daß beim erwachsenen Tiere der eigentliche Pharynx erst hinter dem Gehirn, das im 3. Segment liegt, beginnt. Aus den Ausführungen von Vejdovský geht aber offenbar nicht klar hervor, ob das vor demselben liegende Stück, die Mundhöhle, dem Stomodaeum seinen Ursprung verdankt oder ob letzteres für immer auf das 1. Segment beschränkt bleibt.

Beddard (92), der hauptsächlich die postembryonale Entwickelung von Acanthodrilus, einem Verwandten der Lumbriciden, untersuchte, läßt hier das Stomodaeum bis zum 4. Segmente inkl. gehen.

Wenn wir jetzt mit diesen Befunden der Embryologie unsere Resultate vergleichen, so läßt sich einmal, was das Nervensystem anbetrifft, keine direkte Uebereinstimmung feststellen; das ist sehr begreiflich, weil bei der Regeneration der noch vorhandene Teil des Bauchmarkes sich in bedeutendem Maße und zwar in initiativer Weise in Form des Auswachsens der Nervenfasern beteiligt. Allein es ist insofern auch kein Widerspruch in beiden Entwickelungsarten zu sehen, als der Mutterboden des durch die regenerative Entwickelung entstandenen Centralnervensystems der gleiche ist wie bei der embryonalen, sei es nun, daß er in den alten nervösen Teilen zu suchen ist, sei es, daß sich ektodermale Elemente und als solche müssen wir die Epidermiszellen ansehen, am Aufbau beteiligen. Diese Mitwirkung des alten Bauchmarkes hat wohl die ganze Art der Entstehung der neuen Partien so beeinflußt, daß sich die Anlage, soweit sie vom Ektoderm geliefert wird, nicht mehr im Zusammenhange, in Form einer Platte oder einer Einstülpung etc. abgliedert, sondern daß ein Zuwandern einzelner Zellen stattfindet. Aus dem gleichen Grunde scheint mir auch ein eingehenderer Vergleich, etwa darauf abstellend, daß Gehirn, Kommissuren und neue Bauchmarkstrecke in zusammenhängender Anlage entstehen, unzulässig. Die regenerative Entwickelung geht eben darauf aus, möglichst schnell den definitiven Zustand wiederherzustellen. Immerhin lassen sich Anklänge an das ursprünglich paarige, bilateral-symmetrische Auftreten des Centralnervensystems in der anfänglichen Form des regenerirten Cerebralganglions, das aus 2 Hälften, die nur durch eine schmale Brücke verbunden sind, besteht, sowie vielleicht auch in der bilateralen Lagerung der Zellanhäufungen des alten Bauchmarkes erkennen. Ebenso zeigt die erste Anlage des Gehirnganglions an der Spitze des Regenerates über der Epidermiseinstülpung eine bedeutsame Uebereinstimmung mit der Embryonalentwickelung, ein Punkt, auf den wir nochmals zu sprechen kommen.

Fast überraschend ist dagegen der Vergleich der Bildung des Vorderdarmes bei beiden Arten der Entwickelung, der embryonalen und der regenerativen. Auch bei der Regeneration tritt eine Einstülpung der Epidermis auf, die anfangs klein, doch, so haben wir es wenigstens höchst wahrscheinlich gemacht, dem Epithel der Mundhöhle, d. h. dem Darmabschnitt der ersten 3 Segmente Ursprung giebt. Der Pharynx entsteht dabei sicher aus dem alten Darme; doch wollen wir nicht vergessen, daß zur Beurteilung dieses Punktes unsere Objekte wenig günstig sind, indem in man-

chen Fällen noch Reste des alten Pharynx zurückblieben. Ist nun die Ansicht von VEJDOVSKÝ (88—92) die richtige, wonach der eigentliche Pharynx dem Entoderm entstammt und, so wollen wir seine Angaben interpretieren (siehe oben), die Mundhöhle aus dem Stomodaeum hervorgeht, so würde der Anteil des Ektoderms am Aufbau des Darmes bei der Regeneration der nämliche sein wie bei der embryonalen Entwickelung. Noch wichtiger als dies, auch für den Fall, daß nur ein Teil der regenerierten Mundhöhle epidermaler Abkunft ist, scheint jedoch die Thatsache, daß während der Regeneration ein Stadium auftritt, das einem gewissen in der Embryonalentwickelung ganz ähnlich ist, jenes nämlich, wo Gehirnganglion und Kommissuren beinahe an der Spitze des Regenerates über und um ein Stomodaeum, das durch die kurze Epidermiseinstülpung repräsentiert wird, liegen. (Man vergleiche die entsprechenden Figuren in WILSON's und VEJDOVSKÝ's Arbeit.)

Daß der Mund auch bei der Regeneration ursprünglich terminal liegt und das Prostomium erst nach Anlage der nervösen Teile auswächst, haben wir erwähnt. Die weitere Untersuchung von Regenerationsstadien zum Studium der Frage der Segmentierung dürfte noch manche interessante Vergleiche mit der Entwickelung des Embryos bieten.

Wir wollen uns aber hüten, jetzt gleich aus diesen Angaben etwa den allgemeinen oder auch nur für die Oligochäten giltigen Schluß zu ziehen, es verlaufen die Regenerationsvorgänge analog den embryonalen. Die Gründe dafür werden wir sofort kennen lernen.

Vergleichen wir nun die Resultate ähnlicher Untersuchungen bei Oligochäten. Die wenigen Arbeiten, die über Regenerationsvorgänge bei Regenwürmern histologische Angaben geben, haben wir bereits eingangs erwähnt und dieselben, soweit sie für die frühesten Vorgänge der regenerativen Entwickelung in Betracht kommen, besprochen. Für die Neubildung des Vorderdarmes haben wir bloß die Arbeit von RIEVEL (96) zu berücksichtigen, deren Auszug man oben nachlesen mag.

RIEVEL ist zu wesentlich anderen Resultaten als die hier gegebenen gelangt. Er faßt dieselben so zusammen: „Die Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei Lumbriciden erfolgt lediglich durch Verlötung des Mitteldarmepithels mit dem Körperepithel, ohne daß letzteres eine Einstülpung erkennen läßt. Vorderdarm und Enddarm gehen somit aus dem Entoderm hervor. Die

Regeneration geschieht in der Regel ohne Neubildung von Segmenten. Die Regenerationsfähigkeit ist nicht auf eine bestimmte Anzahl Segmente beschränkt."

Wie sind nun die Widersprüche, die sich beim Vergleiche seiner und meiner Resultate ergeben, zu verstehen? Ich glaube, eine Erklärung ergiebt sich daraus, daß Rievel von der falschen Voraussetzung ausgeht, daß es für die Regeneration des Vorderdarmes, oder sagen wir des Vorderendes im allgemeinen, gleichgiltig ist, ob neue Segmente gebildet werden oder nicht, und ob der Verlust selbst viele oder wenige Segmente betrifft. Nirgends giebt er an, ob seine Präparate zur histologischen Untersuchung von Würmern stammen, die ein großes oder kleines Stück des Vorderkörpers verloren haben. Offenbar stützt er sich aber im wesentlichen auf solche, welche ziemlich viele Segmente verloren haben. Hier findet nun eben nach meiner Ansicht nur eine unvollkommene Regeneration statt. Das zeigt sich einmal darin, daß keine Ektodermeinstülpung mehr auftritt, sondern daß das Darmepithel sich mit dem Körperepithel einfach verlötet, um einen neuen Mund zu bilden. Meine Behauptung, daß die von Rievel beschriebene Art der Regeneration nur eine unvollkommene ist, wird aber vor allem auch gestützt durch die Beobachtung, die er über die Regeneration des Nervensystems im neuen Vorderende mitteilt. Diesen Punkt hat er zwar nicht näher untersucht, doch sagt er wenigstens, daß bei einem Präparate, bei dem der neue Kopf einen spitzen Kegel bildete, der Bauchstrang zwar in den neuen Teil hineingewachsen, von der Anlage eines Ganglions oder von Nervenkommissuren aber noch nichts zu bemerken sei, trotzdem dieser Wurm 49 Tage alt geworden war. „Hierdurch ist also der Beweis erbracht worden, daß die Regeneration der nervösen Organe zwar auch vor sich geht, jedoch sehr lange Zeit beansprucht." Wir haben gesehen, in wie typischer Weise in allen Fällen, in denen bloß 5 erste Segmente abgeschnitten worden waren, die Neubildung dieser nervösen Teile vor sich geht, wie sich erst dann, wenn ihre Anlage bereits vorhanden ist, die kurze Epidermiseinstülpung (das Stomodaeum) mit dem Darm verbindet und wie auf diese Art ein wichtiges embryonales Stadium rekapituliert wird. Die Ausbildung der nervösen Partien beansprucht also in diesem Falle, wo neue Segmente stets wieder auftreten, durchaus nicht relativ lange Zeit gegenüber den anderen Organen. Es scheint mir nun überhaupt fraglich, ob es in jenem Falle, den Rievel beschreibt, zu einer vollkommenen Neubildung der nervösen

Centren kommt. Ich besitze selbst auch eine Schnittserie von einer All. foetida, welche die 50 ersten Segmente verloren und einige wenige regeneriert hatte (1 Monat nach der Operation). Der Darm ist bereits nach außen geöffnet, gleich hinter dem Munde liegt ein Pharynx; der Bauchstrang setzt sich in den neuen Teil fort, von Gehirn- und Schlundkommissuren ist nichts zu sehen, also ganz das von RIEVEL beobachtete Verhalten. Es bedarf daher jedenfalls weiterer Untersuchungen darüber, inwieweit die nervösen Centren in solchen Fällen ersetzt werden. Bei der vollkommenen Regeneration unter Neubildung von Segmenten liefert uns die Betrachtung der relativen Lage von Gehirnganglion und Kommissuren zum Darm gerade ein Mittel zur Entscheidung der Frage, welchem Darmteil die Ektodermeinstülpung entspricht; wenn aber, wie bei der von RIEVEL beschriebenen Art des Wiederersatzes des Vorderendes, ein solcher Vergleich unmöglich ist, weil die nervösen Teile fehlen, sind wir auch nicht imstande, zu sagen, ob hier überhaupt ein Stück Vorderende regeneriert wird, das dem vor dem Gehirnganglion gelegenen Abschnitte, also den 3 ersten Körpersegmenten entspricht. Treten diese etwa erst später auf, so wird es sich sehr fragen, ob in diesem Falle auch der alte Darm das Epithel der Mundhöhle liefern wird [1]).

Mit dem Gesagten erachte ich nun auch die Einwände zum größten Teil für entkräftet, welche RIEVEL gegen die Schlüsse, zu denen ich in meiner früheren Arbeit (96) gelangt bin und die mit denen von MORGAN (95) übereinstimmen, erhoben hat. Diese Einwürfe sind im wesentlichen in folgenden Sätzen der Abhandlung von RIEVEL enthalten: „Die Regeneration des Vorderendes findet fast immer statt und ist nicht auf die Entfernung einiger weniger Segmente beschränkt. . . . . Die Bildung einer bestimmten Anzahl von Segmenten am Vorderende der Lumbriciden ist nicht notwendig; in den meisten Fällen kommt es nicht zur Bildung neuer Segmente, sondern der Mund entsteht an dem ersten alten Körpersegment.“

Die ausführliche Kritik, welche der genannte Autor meiner früheren Arbeit widmet, erscheint mir, ich möchte dies gleich hervorheben, in seiner auf histologischen Untersuchungen basierenden Abhandlung an ziemlich unrichtigem Platze, da ich ausdrücklich

---

1) Daß der Pharynx, wie aus den Figuren von RIEVEL hervorgeht, nicht bis zur neuen Mundöffnung reicht, scheint mir kein ausreichendes Kriterium, um den davorliegenden Abschnitt der ganzen Mundhöhle gleichwertig erachten zu können.

hervorhob, daß ich nur Vorgänge beschreibe, welche makroskopisch festzustellen sind. Nun sagt aber Rievel selbst: „Da der Zeitpunkt der Mundbildung makroskopisch nur sehr schwer und dann immer auch nur annäherungsweise zu bestimmen war, so war ich gezwungen, eine große Menge Material zu schneiden, bevor ich zu den gewonnenen Resultaten gelangt bin.“ Die Kritik wäre also wohl besser in dem Satze zusammengefaßt worden: Hescheler konnte diese Regeneration des Vorder- oder Enddarmes mangels histologischer Präparate nicht feststellen; er hat aber insofern gefehlt, als er kurzweg bemerkte, die Stücke haben nicht regeneriert, wenn sie keine neuen Segmente bildeten. Im übrigen finde ich, daß meine früheren Behauptungen nach wie vor zu Recht bestehen und gerade durch die histologische Untersuchung befestigt worden sind. Das Wesentliche daran, daß die Regenerationsfähigkeit in Bezug auf den Ersatz des Vorderendes eine beschränkte sei, ist nach wie vor richtig, und die Untersuchung auf Grund mikroskopischer Präparate beweist eben, daß diese Beschränkung in dem Ausbleiben der Neubildung von Segmenten ihren Ausdruck findet; dieses Ausbleiben ist aber bei Verlust größerer vorderer Partien das Gewöhnliche; daß auch in den Fällen eine Art Regeneration, wenn auch eine unvollkommene, eintritt, hat nun allerdings Rievel nachgewiesen.

Der gleiche Autor bestreitet ferner die Richtigkeit meiner Angabe, daß bei Verlust von mehr als ungefähr 15 vorderster Segmente nur noch ausnahmsweise Regenerate (d. h. segmentierte) auftreten und daß gewöhnlich, mögen ganz wenige oder mehr Segmente abgeschnitten worden sein, nur etwa 4—5 regeneriert werden. Dem hält er 2 Fälle entgegen, einen von ihm, einen von Jöst (Korschelt, 95) beobachteten, wo eine ganze Reihe neuer Ringe zum Ersatze des Vorderendes gebildet worden waren, und bemerkt weiterhin, daß diese 2 Fälle „entgegen der Meinung Hescheler's“ zeigen, daß auch mehr als 7 Segmente regeneriert werden können, wie meine Meinung, es werden bei Verlust größerer vorderer Partien bloß ausnahmsweise Regenerationsknospen gebildet, eine irrige sei. Mir scheint, daß diese 2 Fälle nicht genügen, um zu beweisen, daß es sich hier nicht um etwas „Ausnahmsweises“, sondern um die Regel handelt [1]); im ferneren ist es einfach unrichtig, mir die Behauptung zuzuschieben, es werden nicht mehr als 7 Segmente regeneriert; ich habe letzteres als bei meinen Ver-

1) Siehe Anmerkung am Schlusse!

suchen beobachtetes Maximum angegeben und selbst den von Morgan (95) erwähnten Fall citiert, wo bei einem Verlust von ca. 35—40 Segmenten 15 sich neu bildeten (siehe Hescheler, 96, S. 282).

Rievel kann ferner nicht verstehen, daß ich, wie übrigens auch Morgan, nach Neubildung von etwa 4 Segmenten, d. h. im allgemeinen einer geringeren Zahl, als abgeschnitten worden, die Regeneration als abgeschlossen betrachtete. Die Sache ist wohl einfach; man sieht, daß nach einiger Zeit (2—3 Wochen) diese Zahl der Segmente vorhanden ist und nun konstant bleibt, indem das Regenerat nur noch in seinen Dimensionen zunimmt und allmählich die Größe und Farbe des alten Teiles erreicht; neue Segmente bilden sich aber während dieser ganzen Zeit nicht mehr; man hat daher wohl ein Recht, anzunehmen, daß auch später (z. B. nach einem Jahre) keine mehr eingeschoben werden. In letzter Zeit habe ich wieder einer größeren Anzahl von Regenwürmern die 8—15 vordersten Ringe abgeschnitten, sie bekamen im Verlaufe einiger Wochen 3—6 Segmente, die meisten 4 oder 5, und diese Zahl blieb konstant, wie eine mehr als halbjährige Beobachtung der Tiere zeigte. Uebrigens beweist die histologische Untersuchung solcher Objekte, daß nach gewisser Zeit das neue Gewebe vollständig differenziert ist und von einer weiteren Einschiebung neuer Segmente keine Rede mehr sein kann.

Daß die Regeneration des Hinterendes unter Auftreten eines langen, dünnen Anhängsels, aus vielen Segmenten bestehend, erfolgt, wird ebenfalls bestritten. Von der Richtigkeit meiner Beobachtung kann sich jeder leicht überzeugen, und im übrigen hat Michel (96 und 97) gerade solche Stücke zur Untersuchung der Regeneration des Hinterendes von All. foetida verwendet, ein Beweis auch, daß es sich in solchen Fällen nicht bloß um ein nachträgliches Wachstum handelt. Uebrigens müßte wohl auch ein solches als Regeneration aufgefaßt werden, weil einfach dadurch das ersetzt wird, was verloren ging, und darin ist ja die Aufgabe der Regeneration gegeben.

Im übrigen sei darauf hingewiesen, daß die von Morgan und mir gewonnenen Resultate im wesentlichen übereinstimmen mit den Angaben von Michel (97), der solche Untersuchungen schon früher angestellt, deren Resultate aber erst jetzt publiziert hat.

Was die Regeneration des Centralnervensystems der Lumbriciden betrifft, so kommt eigentlich nur die Arbeit von Friedländer (95) in Betracht; denn was früher schon von der Neubildung nervöser Teile bei diesen Tieren berichtet wurde, stützt sich auf keine histo-

logische Untersuchung. (Siehe Zusammenstellung der Litteratur: HESCHELER (96).) Durch den Mangel eingehenderer Untersuchung ist auch zu erklären, weshalb FIELDE (85) die Ansicht äußert, daß die Regeneration dieser Partien sehr langsam vor sich gehe (Auftreten des Gehirns nach 58 Tagen bei Verlust von 5 Segmenten am Vorderende); RIEVEL hegt dieselbe Auffassung; wir haben bereits dargethan, daß dieselbe, so allgemein ausgesprochen, unrichtig ist; denn bei der Regeneration nach Verlust weniger vorderer Segmente bilden sich die nervösen Teile keineswegs langsamer als die anderen Organe; ihre erste Anlage ist je nach den in Betracht kommenden Faktoren in der Zeit von 14 Tagen bis 3 Wochen nach der Operation bereits vorhanden. (Als Minimum wurde beobachtet 11 Tage bei All. foetida im Sommer.)

FRIEDLÄNDER (95) hat sich nun gerade über die Herkunft der neu auftretenden nervösen Elemente nicht näher ausgesprochen. Er glaubt zwar, daß das regenerierte Nervengewebe aus seinesgleichen, d. h. vom vorhandenen aus entstehe, hält aber immerhin die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die Leukocyten des „Regenerationsgewebes“ sich in andere Gewebselemente umwandeln können. Bei der Regeneration excidierter Bauchmarkstücke hat er hauptsächlich das Verhalten der LEYDIG'schen Fasern verfolgt, worauf wir hier nicht einzugehen brauchen. Dagegen sei noch auf eine Notiz am Schlusse seiner Arbeit hingewiesen; er sagt an jener Stelle: „Ich will ferner hervorheben, daß in dem regenerierten Bauchmarke eine Zellenart vorkommt, die im normalen Marke fehlt. In diesem giebt es außer Ganglienzellen nur noch kleine, spindelförmige Zellkerne, die wohl von allen Beobachtern gesehen und von mir früher als „Bindegewebszellen“ bezeichnet wurden. In dem regenerierten Marke fielen nun noch außerdem kleine rundliche Zellkerne auf, die meist nesterartig in Haufen bei einander lagen.“ Mir scheint, und die betreffende photographische Abbildung spricht auch dafür, daß es sich wohl um die gleichen Zellnester handelt, die ich nicht bloß im regenerierten, sondern vor allem im angrenzenden alten Bauchmark fand und die ich ausführlich beschrieben habe. Wenn ein solches Verhalten des alten Bauchmarkes auch in den von FRIEDLÄNDER untersuchten Fällen, wo also nur einzelne Strecken der nervösen Teile excidiert wurden, zutrifft, so giebt es uns ein Verständnis der Reparation dieser Teile; allerdings scheint auch hierbei nicht ausgeschlossen, daß noch von außen zuwandernde Elemente sich

beteiligen; jedenfalls bedarf es auch für diese Fälle erneuter Untersuchung.

Was endlich die Arbeiten über Regenerationsvorgänge bei anderen Oligochäten als Regenwürmern anbetrifft, so finden sich solche, die auch histogenetische Angaben geben, aus früheren Jahren fast gar keine, erst in letzter und allerjüngster Zeit haben sich derartige Abhandlungen gemehrt. Das Gleiche können wir ja übrigens bei allen Tiergruppen konstatieren; man ist erst seit relativ kurzer Zeit darangegangen, die Herkunft der beim Wiederaufbau verlorener Partien des tierischen Körpers beteiligten Elemente zu studieren. Wir beschränken uns auch hier wieder auf das, was von der Neubildung des Vorderdarmes und der vordersten Nervencentren handelt.

Man kann an der Stelle die Untersuchungen von Semper (76) über die Knospung der Naiden in Betracht ziehen. Nach diesem Forscher entsteht bei den Anneliden allgemein der mediane Teil des Bauchmarkes aus einer Verdickung des Ektoderms; diesem Teile gesellen sich jederseits mesodermale Anlagen bei, welche die seitlichen Partien des Bauchstranges bilden. In der Knospungszone der Naiden nun, die aus einem vorderen Abschnitt, der Rumpfzone des künftigen Vordertieres, und einem hinteren Abschnitt, der Kopfzone des künftigen Hintertieres, besteht, entwickelt sich das Nervensystem der Kopfzone, die wir allein zu betrachten haben, in folgender Weise: Diese Kopfzone enthält nicht nur den Schlundring, sondern auch die vordersten Bauchmarkganglien. Der alte Bauchstrang wächst nun aus, in die Kopfzone hinein; eine mediane Ektodermverdickung tritt nicht auf; das einwachsende Bauchmark umgreift mit 2 Schenkeln den neu entstehenden Schlund; andere Elemente, vom „Kopfkeimstreifen“, der in letzter Linie vom Ektoderm abstammt, herkommend, gesellen sich hinzu, der respektive Anteil ist jedoch nicht genau zu erkennen; die Schlundkommissuren vereinigen sich dorsal zum Gehirnganglion, zu dessen Aufbau jedoch wesentlich noch paarige seitliche Ektodermeinstülpungen (Sinnesplatten) beitragen; das Gehirnganglion ist also doppelten Ursprunges. Der Kopfdarm entsteht in gleich komplizierter Weise: der ventrale oder neurale Teil geht aus dem alten Darme hervor, der dorsale oder cardiale aber bildet sich aus 2 Seitenwülsten der Kopfkeimstreifen (den Kiemengängen).

Kennel (82) untersuchte die Knospungsvorgänge bei Ctenodrilus pardalis, welche ganz ähnlich denen der Naiden verlaufen; allein das Nervensystem liegt hier zeitlebens in der Epidermis. Die

Anlage des Gehirnganglions tritt isoliert vom Bauchmark in Form zweier Centren der Zellvermehrung in der Epidermis des Kopflappens auf. Ob das Bauchmark der Kopfzone und die Kommissuren durch Vermehrung und Auswachsen der alten nervösen Teile oder von den Ektodermzellen der Knospungszone in situ gebildet werden, kann wegen der Lage der Organe in der Epidermis selbst nicht mit Sicherheit entschieden werden. Der Schlunddarm entsteht aus paarigen seitlichen Ektodermeinstülpungen.

Vejdovský (84) beschreibt die Teilungsvorgänge bei Aeolosoma tenebrarum, jener höchst einfach gebauten Oligochätenform, deren Nervensystem im wesentlichen bloß aus einem mit der Epidermis stets zusammenhängenden Gehirnganglion besteht. Auch bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung entsteht dieses als Epiblastverdickung; der vorderste Darmabschnitt, der Pharynx, geht ebenfalls aus einer Ektodermeinstülpung hervor.

Dies sind nun alles Vorgänge, die sich bei ungeschlechtlicher Vermehrung abspielen; eigentliche Regenerationserscheinungen haben an demselben Objekte wie Semper in jüngster Zeit Rievel (96) und Hepke (96) studiert. Nach Rievel entsteht der Vorderdarm bei den Naiden gleich wie bei Regenwürmern aus dem Mitteldarmepithel, ist also entodermaler Abkunft, eine Ektodermeinstülpung tritt nicht auf. Bevor eine neue Mundöffnung sich gebildet hat, zeigt sich bereits wieder ein Schlundring, von dem das untere Schlundganglion vermutlich durch Vermehrung der alten Ganglienzellen entsteht, während das obere Schlundganglion aus einer Einwucherung des Körperepithels hervorgeht; ob die Kommissuren dabei (wie Semper will) auch beteiligt sind, läßt er unentschieden; über die Herkunft der letzteren selbst wird nichts angegeben.

Hepke (96) ist, wie er in einer vorläufigen Mitteilung ankündigt, zu ganz anderen Resultaten gelangt. Nach ihm bildet das neue Ektoderm, ein Produkt der alten Epidermiszellen, am Vorderende eine anfangs ein-, später mehrschichtige Kappe, aus der alle zu regenerierenden Gebilde in letzter Instanz ihren Ursprung nehmen, so vor allem auch der Vorderdarm, zu dessen Bildung der alte Darm nur ganz wenig beiträgt. Der gesamte Nervenapparat entsteht aus dem Ektoderm, das Gehirnganglion aus 2 knospenartigen Verdickungen der Kappe, die sich später vereinigen, die beiden Schlundkommissuren als wulstartige Ektodermverdickungen, das fehlende Stück des Bauchmarkes als unpaare, stärkere neurale Anlage. Die cerebrale und neurale Anlage ent-

stehen zuerst, die der Kommissuren später. Das alte Bauchmark produziert keine neuen Zellen. Wenn nun schon die widersprechenden Angaben SEMPER's, wenigstens ihre Verallgemeinerung gleich nach ihrer Publikation stark angegriffen wurden, und es auch nicht ausgemacht erscheint, daß die Prozesse der Knospung und der Regeneration gleich verlaufen, herrscht eben unter diesen jüngst geltend gemachten Anschauungen wieder eine solche Differenz, daß ein Vergleich allgemeinerer Natur über die Regeneration des Vorderendes der Oligochäten zur Zeit unmöglich ist.

Die kurze Mitteilung v. WAGNER's (97) dagegen über die Regeneration des Vorderdarmes von Lumbriculus stimmt in ihrem Resultate sehr mit meinen Beobachtungen beim Regenwurm. Auch beim Lumbriculus tritt eine trichterförmige Einsenkung der Epidermis auf, wodurch ein Stomodaeum gebildet wird. Es ist diese Angabe um so wichtiger, als gerade die früher durch v. WAGNER (93) gemachte Mitteilung im gegenteiligen Sinne bei den verschiedensten Gelegenheiten als typisches Beispiel eines Gegensatzes zwischen regenerativer und embryonaler Entwickelung citiert wurde.

Schließlich hätten wir noch jene Arbeiten zu betrachten, die von der Regeneration von Hinterenden bei Oligochäten reden. Auch diese Untersuchungen sind größtenteils jüngsten Datums, manche erst in Form vorläufiger Mitteilungen publiziert. Wir wollen uns aber gar nicht näher darauf einlassen, denn als Endresultat ergiebt sich auch hier, daß die Ansichten sehr auseinandergehen. Nur einiges sei zum Beweise angeführt.

Wenn wir einmal die Arbeit von BÜLOW (83) über die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus hierher rechnen, so sehen wir durch seine Beobachtungen wie durch die späteren von RANDOLPH (92) über das regenerierende Schwanzende im wesentlichen dargethan, daß diese Vorgänge ganz ähnliche sind wie die der embryonalen Entwickelung, insofern wenigstens die Organe bei der Regeneration von Elementen abstammen, deren Abkunft auf dieselben Keimblätter zurückzuführen ist, denen die gleichen Organe bei ihrer embryonalen Anlage den Ursprung verdanken. RANDOLPH konstatiert auch die Bildung eines ektodermalen Enddarmes, eines Proctodaeums. Mit diesen Resultaten stehen die Angaben MAKAROW's (95), der die Bildung neuer Segmente bei Tubifex studierte, nicht im Einklang, und ebensowenig die von RIEVEL (96), der für Nais wie für die Regenwürmer die Bildung des Enddarmes aus dem Mitteldarmepithel ohne Beteiligung des Ektoderms beschreibt.

Nach Hepke (96) endlich entsteht auch am Schwanzende bei der Regeneration der Naiden alles in letzter Linie aus dem Ektoderm, resp. der Epidermis.

Michel (96) kommt für All. foetida zu einem im Grunde ähnlichen Resultate wie Hepke, da auch hier alles aus den wuchernden Ektodermzellen gebildet werden soll und die entsprechenden alten Gewebe sich eigentlich gar nicht an der Regeneration ihresgleichen bethätigen. Daß beim Regenwurm das Bild der Regeneration am Schwanzende ein wesentlich anderes ist als am Vorderende, kann man sich schon bei flüchtiger Betrachtung einiger Präparate klar machen. Nach Michel findet am Hinterende bei Beginn der Regeneration keine Zuwanderung von Leukocyten statt, sondern eher das Gegenteil. So hat man es wohl hier nicht mit dem Narbengewebe zu thun, das am regenerierenden Vorderende die Erkenntnis der Vorgänge außerordentlich erschwert und verdunkelt. Im übrigen will ich mich nicht auf Näheres einlassen, da die ausführliche Arbeit Michel's erst publiziert werden wird.

Im ganzen aber können wir schließen, daß angesichts solch widersprechender Angaben nur innerhalb der Gruppe der Oligochäten es wohl nicht an der Zeit ist, allgemeine Vergleiche oder theoretische Ausführungen an unsere Untersuchung zu knüpfen. Was für die Erkenntnis der Regenerationserscheinungen vor allem not thut, sind weitere eingehende Beobachtungen; theoretische Auslassungen darüber existieren gegenwärtig genug [1]).

Nun bleibt mir nur noch eine angenehme Pflicht übrig, nämlich die, meinem verehrten Chef und Lehrer, Herrn Prof. Dr. Arnold Lang für all das Interesse und die gütige Unterstützung, die er mir auch bei dieser Arbeit reichlich zu teil werden ließ, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

1) Vergleiche mit Regenerationserscheinungen bei Wirbeltieren sind hier ganz weggelassen worden; es finden sich aber mancherlei Anklänge, so namentlich bei der Regeneration der Epidermis. Ich verweise vor allem auf die Abhandlung von Barfurth, Zur Regeneration der Gewebe, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37. Man könnte vielleicht in Uebereinstimmung mit dem dort Gegebenen das, was wir als jüngere Stadien der Regeneration bezeichneten, Vorstadien nennen und die eigentliche Regeneration erst mit dem Auftreten der Mitosen beginnen lassen; ich möchte jedoch hiervon absehen, solange es nicht sicher ist, daß nicht Elemente des Narbengewebes (spindelförmige Zellen) auch bei der eigentlichen Regeneration beteiligt sind.

Inzwischen hat KORSCHELT (Ueber das Regenerationsvermögen der Regenwürmer, Sitz.-Ber. d. G. z. Bef. der ges. Naturw. Marburg, Aug. 1897) nachgewiesen, daß die Regenerationsfähigkeit der Regenwürmer bedeutend größer ist als von mir früher angegeben wurde. Der Widerspruch in den Beobachtungen läßt sich zu einem guten Teil auf die merkwürdige Thatsache zurückführen, daß ganz kleine Teilstücke des Regenwurmkörpers viel leichter ein umfangreiches Regenerat des Vorderendes liefern als größere Stücke, z. B. ganze hintere Hälften. Dadurch wird nun natürlich das von mir über diesen Punkt auf S. 589 Geäußerte hinfällig; was aber sonst gegenüber RIEVEL betont wurde, speziell jene Fälle betreffend, in denen keine neuen Segmente gebildet werden, bleibt davon unberührt.

Seitdem das Manuskript zum Drucke abgesandt worden, sind auch sonst noch eine Reihe von Abhandlungen über Regenerationsvorgänge und Verwandtes bei Oligochaeten erschienen, Arbeiten, auf die ich hier nicht mehr eintreten kann; sie seien nur der Vollständigkeit halber zitiert:

M. VON BOCK, Ueber die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jen. Zeitschr., Bd. 31, 1897.
E. JOEST, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd. 5, 1897.
T. H. MORGAN, Regeneration in Allolobophora foetida. Arch. f. Entwickelungsmech., Bd. 5, 1897.
P. HEPKE, Ueber histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, 1897.

Citierte Litteratur.

93 APÁTHY, H, Ueber die Muskelfasern von Ascaris, nebst Bemerkungen über die von Lumbricus und Hirudo. Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. 10, 1893, S. 36—73 und 319—361.

92 BEDDARD, F. E., Researches into the embryology of the Oligochaeta. I. On certain points in the development of Acanthodrilus multiporus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 33, 1892, p. 497—540.

95 BEDDARD, F. E., A monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895.

91 BENHAM, W. BL., Report on an earthworm collected for the Natural History Department of the British Museum, by EMIN Pasha, in Equatorial Africa. Journ. of the Roy. Micr. Soc., 1891, p. 161—168.

92 BENHAM, W. BL., Notes on two Acanthodriloid earthworms from New Zealand. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 33, 1892, p. 289—312.

86 BERGH, R. S., Die Entwickelungsgeschichte der Anneliden mit besonderer Rücksicht auf das sog. mittlere Keimblatt und Centralnervensystem. Kosmos, Bd. 2, 1886, S. 401—418.

90 Bergh, R. S., Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwickelung und Differenzierung des Keimstreifens von Lumbricus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 50, 1890, S. 469—526.

95 Bergh, R. S., Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.

81 Buçinsky, P., Ueber die Entwickelung des Regenwurmes. Zapisk. novorow. Obsch. Est. Odessa, VII, 1881. (Russisch.)

83 Bülow, C., Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 39, 1883, S. 64—96.

90 Cerfontaine, P., Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre. Arch. de biol., T. 10., 1890, p. 327—428.

92 Cerfontaine, P., Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre. Bull. Acad. Belg., T. 24, 1892, p. 742—752.

69 Claparède, Ed., Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (Lumbricus terrestris Linné). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 19, 1869, S. 563—624.

91 Cuénot, L., Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Arch. de zool. exp., Sér. II, T. 9, 1891, p. 13—90, 365—475, 593—670.

85 Fielde, A., Observations on tenacity of life and regeneration of excised parts in Lumbricus terrestris. Proceed. of the Ac. of nat. sc. of Philadelphia, 1885, p. 20—23.

88 Friedländer, B., Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von Lumbricus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47, 1888, S. 47—84.

95 Friedländer, B., Ueber die Regeneration herausgeschnittener Teile des Centralnervensystems von Regenwürmern. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60, 1895, S. 249—283.

92 Greenwood, M., On the retractile cilia in the intestine of Lumbricus terrestris. Journ. of Physiol., Vol. 13, 1892, p. 239—259.

87 Grobben, C., Die Pericardialdrüse der Opisthobranchier und Anneliden. Zool. Anz., Bd. 10, 1887, S. 479—481.

88 Grobben, C., Die Pericardialdrüse der chätopoden Anneliden. Sitzungsber. der K. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. 97, 1888, S. 250—263.

89 Haller, B., Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Claus, Arb. aus dem zool. Inst. Wien, Bd. 8, 1889, S. 175—312.

76 Hatschek, B., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Morphologie der Anneliden. Sitzungsber. der K. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. 74, 1876, S. 1.

78 Hatschek, B., Studien über Entwickelungsgeschichte der Anneliden. Arb. aus dem zool. Inst. Wien, Bd. 1, 1878, S. 277—404.

88 Heidenhain, R., Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflüger's Arch. für die ges. Phys., Bd. 43, Suppl., 1888.

96 Hepke, P., Zur Regeneration der Naiden. Zool. Anz., Bd. 19, 1896, S. 513—516.
96 Hescheler, K., Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jen. Zeitschr., Bd. 30., 1896, S. 177—290.
94 Hesse, R., Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 58, 1894, S. 394—439.
95 Keng, Lim Boon., On the coelomic fluid of Lumbricus terrestris. Phil. Transact., Vol. 186 B, 1895, p. 383—399.
82 Kennel, J., Ueber Ctenodrilus pardalis Clap. Semper, Arb. aus dem zool. Inst. Würzburg, Bd. 5, 1882, p. 373—427.
79 Kleinenberg, N., The development of the earthworm, Lumbricus trapezoides Dugès. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 19, 1879, p. 206—244.
95 Korschelt, E., Transplantationsversuche an Regenwürmern. Sitzungsber. d. G. z. Beförd. d. ges. Naturw. Marburg, Dezember 1895, S. 1—11.
71 Kowalevsky, A., Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg, Sér. VII, T. 16, 1871.
85 Kükenthal, W., Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jen. Zeitschr., Bd. 18, 1885, S. 319—364.
95 Langdon, F., The sense organs of Lumbricus-Agricola Hoffm. Journ. of Morph., Vol. 11, 1895, p. 193—232.
92 Lenhossék, M. v., Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892, S. 102—136.
64 Leydig, Fr., Vom Bau des tierischen Körpers. Tübingen 1864.
64a Leydig, Fr., Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
95 Makarow, N. N., Bildung neuer Segmente bei Oligochäten. Zool. Anz., Bd. 18, 1895, S. 195—196.
96 Michel, A., Sur le bourgeon de régénération caudale chez les Annélides. Comptes rendus, T. 123, p. 1015—17 u. 1080—82.
97 Michel, A., Recherches sur la régénération chez les Annélides. Compt. rend. soc. de biol., Sér. X, T. 4, 1897, p. 283.
95 Morgan, T. H.. A study of metamerism. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 37, 1895, p. 395—476.
87 Nansen, F., The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Bergens Mus. Aarsberetning f. 1886. 1887, p. 27—214.
96 Obersteiner, H., Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. Leipzig und Wien 1896.
95 Pflücke, M., Zur Kenntnis des feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60, 1895, S. 500—542.
78 Power, D'Arcy, On the endothelium of the body-cavity and blood-vessels of the common earthworm. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 18, 1878, p. 158—161.
95 Racovitza, E. G., Sur le rôle des Amibocytes chez les Annélides polychètes. Comptes rendus, T. 120, 1895, p. 464—467.

96 Racovitza, E. G., Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes. Arch. zool. expér., Sér. III, T. 4, 1896, p. 133—343.

92 Randolph, H., The regeneration of the tail in Lumbriculus. Journ. of Morph., Vol. 7, 1892, p. 317—344.

92 Retzius, Graf G., Das Nervensystem der Lumbricinen. Biol. Untersuchungen, Neue Folge Bd. 3, 1892.

96 Rievel, H., Die Regeneration des Vorderdarmes nnd Enddarmes bei einigen Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, 1896, S. 289—341.

85 Rohde, E., Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beiträge von A. Schneider, Bd. 1, 1885, S. 164—205.

96 Rohde, E., Ganglienzellkern und Neuroglia. Ein Kapitel über Vermehrung und Wachstum von Ganglienzellen. Arch. für mikr. Anat., Bd. 47, S. 121—135.

93 Rosa, D., Revisione dei Lumbricidi. Mem. R. Accad. Torino, T. 43, 1893, p. 399—476.

95 Rosa, D., I linfociti degli Oligocheti. Mem. R. Accad. Torino, T. 46, 1895, 149—178.

89 Roule, L., Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochète limicole marin (Enchytraeoides Marioni). Ann. Sc. nat., Sér. VII, T. 7, 1889, p. 107—442.

96 Schneider, Guido, Ueber phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 61, 1896, S. 363—392.

76 Semper, C., Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. III. Strobilation und Segmentation. Semper, Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg, Bd. 3, 1876, S. 115—404.

86 Ude, H., Ueber die Rückenporen der terricolen Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43, 1886, S. 87—143.

84 Vejdovský Fr., System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.

88-92 Vejdovský, Fr., Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—1892.

83 Vignal, W., Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques Invertébrés. Arch. zool. expér., Sér. II, T. 1, 1883, p. 267—412.

88 Vogt, C., und Yung, E, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. 1, Braunschweig 1888.

93 Wagner, F. v., Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Centralbl., Bd. 13, 1883, S. 287—296.

97 Wagner, F. v., Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus. Zool. Anz., Bd. 20, 1897, S. 69—70.

92 Wawrzik, Ed., Ueber das Stützgewebe des Nervensystems der Chätopoden. Zool. Beitr. von A. Schneider, Bd. 3, 1892, S. 107—127.

89 Wilson, Ed. B., The embryology of the earthworm. Journ. of Morph., Vol. 3, 1889, p. 387—462.

Figurenerklärung.

Bl Blutgefäß.
Bm Bauchmark.
BmH Bauchmarkshüllen.
BmHa äußere Bauchmarkshülle.
BmHm mittlere Bauchmarkshülle.
BmHi innere Bauchmarkshülle.
Bs Basalmembran.
C Cuticula.
Com Schlundkommissur.
d dorsal.
Dp Darmepithel.
Drz Drüsenzelle.
Ds Dissepiment.
Ep Epidermis.
Est Epidermiseinstülpung.
G Gehirnganglion.
Gkz Großkernige Zelle des Regenerationsgewebes (Regenerationszelle).
Lm Längsmuskelschicht.
Lz Lymphzelle.
M Mitose.
Ng Narbengewebe.
Ph Pharynx.
rBm regeneriertes Bauchmark.
rDp „ Darmepithel.
rEp „ Körperepithel.
Rg Regenerationsgewebe = Narbengewebe + Regenerationszellen.
Rm Ringmuskelschicht.
Spz spindelförmige Zelle des Narbengewebes.
V verdickte Partie der regenerierten Epidermis = Spitze des Prostomiums.
v ventral.
ZA Zellanhäufungen im alten Bauchmarke.

Alle Figuren, ausgenommen Fig. 31 und 32, sind mit der Camera gezeichnet.

Tafel XXI.

Fig. 1. Junges Regenerationsstadium von Allolobophora terrestris, 41 $^1/_2$ Stunden nach der Operation (März). Das Narbengewebe schließt die Wundfläche gegen außen ab. Darm noch nicht zurückgezogen. Die neue Epidermis beginnt bereits über das Narbengewebe hinüberzuziehen. Sagittaler Längsschnitt. x = Stelle, wo Epidermis von der Basalmembran abgehoben. Vergr. 25 mal.

Fig. 2. Einzelne Lymphzellen und Pakete von solchen, in der Nähe der Wundstelle gelegen. All. caliginosa, 24 Stunden nach der Operation. Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 3. Zellanhäufung an der Wand eines Blutgefäßes, das von einem Dissepiment herkommt. All. terrestris (8 Stunden). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 4. Lymphzellen und spindelförmige Zellen des Narbengewebes. All. terrestris (21 Stunden). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 5. Ein Stück Narbengewebes, in dem alle Lymphzellen mit gelbbraunen Körnchen beladen sind. All. terrestris (39 Stunden). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 6. Stück Narbengewebe mit den S. 535 beschriebenen hellen Zellen (*Z*). All. caliginosa (24 Stunden). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 7. Regenerationsstadium von 4 Tagen von Lumbricus herculeus (Juli). Epidermis regeneriert, Darm zurückgezogen und geschlossen. Sagittaler Längsschnitt. x wie in Fig. 1. Vergr. 25 mal.

Tafel XXII.

Fig. 8. Uebergangsstelle der neuen Epidermis in die alte, ungefähr die Stelle x in Fig. 1 und 7. Weiteres siehe S. 535. Drüsenzellen gelb. All. terrestris (65 Stunden). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 9. Zur Demonstration des Verhaltens der Bauchmarkshüllen, insbesondere der innersten Neurilemmscheide (schwarz). Darm atypisch, noch nicht zurückgezogen. All. terrestris (7 Tage, Juli). Vergr. ca. 100 mal.

Fig. 10. Ende des Bauchmarkes an der Wundstelle auf einem frühen Stadium. Dasselbe mit einer Kappe von Narbengewebe bedeckt. All. terrestris (41 $^1/_2$ Stunden). Vergr. ca. 130 mal.

Fig. 11. Regenerierte Epidermis und Narbengewebe in der Uebergangszeit zu älteren Regenerationsstadien. Die Zellen liegen an dieser Stelle sehr locker. Erstes Erscheinen von großkernigen Zellen im Narbengewebe. All. terrestris (7 Tage, Juli). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 12. Typus des Regenerationsgewebes (Narbengewebes mit großkernigen Zellen [Regenerationszellen]), Auswanderung von Epidermiszellen. L. herculeus (11 Tage, Juni). Sagittaler Längsschnitt. Vergr. ca. 280 mal.

Fig. 13. Von demselben Individuum ein Stück regenerierter Epidermis mit vielen Mitosen. Epidermis tangential geschnitten. Vergr. ca. 400 mal.

Tafel XXIII.

Fig. 14. Gebilde aus Epidermiszellen bestehend, im Narbengewebe gelegen. Siehe S. 540. L. herculeus (11 Tage). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 15. Ein solches Gebilde in Abschnürung aus der Epidermis begriffen. L. herculeus (11 Tage). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 16. Häufung von großkernigen Zellen in der alten Ringmuskelschicht in der Nähe des Regenerates. L. herculeus (10 Tage). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 17. Dasselbe in der Längsmuskelschicht. L. herculeus (11 Tage). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 18. Hineinwachsen der Nervenfasern ins Regenerationsgewebe. Dunkle Stellen am Ende des alten Bauchmarkes (Degenerationserscheinungen?). L. herculeus (11 Tage), fixiert mit Flemming's Fl. Vergr. ca. 60 mal.

Fig. 19. Auch zur Demonstration des Hineinwachsens der Nervenfasern und zugleich der Zellanhäufungen im alten Bauchmarke. Letztere gehen ebenfalls ins Regenerat hinein. Die Zellanhäufungen erscheinen bei dieser Vergrößerung als dunkle Flecke, Mitosen deutlicher. L. herculeus (11 Tage). Vergr. ca. 100 mal.

Fig. 20. Regenerationsstadium von 11 Tagen von L. herculeus (Juni). Man beachte die Zellnester, die an 2 Orten im alten Bauchmarke zu sehen sind. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 21. Zellanhäufung im alten Bauchmarke mit 3 Mitosen. L. herculeus (11 Tage). Vergr. ca. 280 mal.

Tafel XXIV.

Fig. 22. a Zellen und Mitosen aus den Anhäufungen im alten Bauchmarke. b Zellen und Mitosen aus der neuen Epidermis. c Zellkerne und Mitosen von den verschiedensten Teilen des Regenerationsgewebes (Regenerationszellen). L. herculeus (11 Tage). Vergr. ca. 500 mal.

Fig. 23. Regenerationsstadium von 19 Tagen von All. terrestris (Januar). Erste Anlage des Centralnervensystems, Gehirnganglion und eine Schlundkommissur sichtbar. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 24. Dasselbe. Neue nervöse Teile in der Medianlinie getroffen. Vergr. 25 mal.

Fig. 25. Stärker vergrößerte Partie desselben Objektes. Anlage eines Stückes des neuen Bauchmarkes. Vergr. ca. 350 mal.

Fig. 26. Regenerationsstadium von 13 Tagen von All. caliginosa (Juni). Anlage des Centralnervensystems, Auswanderung und Zuwanderung der Epidermiszellen. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. ca. 130 mal.

Tafel XXV.

Fig. 27. Ein Stück Gehirnanlage des gleichen Individuums (s. Fig. 26). Zelle mit sehr großem Kern, wie solche sonst nur in der Epidermis zu finden. Vergl. Fig. 28. Vergr. ca. 500 mal.

Fig. 28. Dasselbe Objekt. Regenerierte Epidermis mit Zellen mit sehr großem Kerne. Vergr. ca. 500 mal.

Fig. 29. Querschnitt durch die Spitze eines Regenerates von All. terrestris, 20 Tage (November). Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 30. Querschnitt durch eine tiefer gelegene Partie desselben Objektes. Anlage des Gehirnganglions und der Schlundkommissuren. Vergr. ca. 100 mal.

Fig. 31 u. 32. Schematische Figuren zur Darstellung der Anlage des regenerierten nervösen Centralorganes (blau). Beziehungen zum geschlossenen Darm und zur Epidermiseinstülpung. Fig. 31 Ansicht von der Seite, Fig. 32 von oben.

Fig. 33. Regenerationsstadium von 15 Tagen von All. terrestris (Juni), Centralnervensystem angelegt, Epidermiseinstülpung. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 34. Regenerationsstadium von 18 Tagen von L. herculeus (Juli). Epidermiseinstülpung sehr stark, aber künstlich durch Zurückziehen des Darmes hervorgerufen. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 35. Regenerationsstadium von 25 Tagen von All. terrestris, kurz vor dem Durchbruche des Darmes (November). Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 40 mal.

Tafel XXVI.

Fig. 36. Vergrößerte Partie von Fig. 35. Berührungsstelle von Darm- und Körperepithel. Vergr. ca. 280 mal.

Fig. 37. Regenerationsstadium von 26 Tagen von All. terrestris (November). Erstes Stadium nach dem Durchbruche des Darmes. Regenerat grau; Epithel, soweit es von einer Cuticula bekleidet ist, blau. Letzteres gilt auch für die folgenden Figuren. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 38. Dasselbe von All. terrestris, 22 Tage (Juni). Vergr. 25 mal.

Fig. 39. Wimperepithel mit basalem Saume aus dem Pharynx von All. terrestris (regeneriert). Vergr. Oel-Immersion Zeiss.

Fig. 40. Epithelzellen mit quergestreiftem Saume aus dem regenerierten Darme einer All. terrestris von 16 Tagen. Vergr. Oel-Immers. Zeiss.

Fig. 41. Regenerationsstadium von 25 Tagen von All. terrestris (August). Bereich der mit Cuticula bekleideten Epithelgebiete blau gezeichnet. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 42. Regenerationsstadium von 21 Tagen von All. terrestris, jüngeres Exemplar (Juni). Regeneration beinahe vollendet. Hier waren nur 4 Segmente abgeschnitten und ebenso viele regenerirt worden. Der alte Pharynx, von dem ein großer Teil zurückblieb, drängt die Dissepimente weit nach hinten. Sagittaler Längsschnitt. Vergr. 25 mal.

Fig. 43. Vom gleichen Objekt. Uebergangsstelle von Mundhöhle und Pharynx. Vergr. ca. 400 mal.

Fig. 44. Stück eines Querschnittes von All. terrestris von 20 Tagen nach der Operation (November). Bauchmark an der Uebergangsstelle ins Regenerat. Bilaterale Anordnung der Zellanhäufungen. Vergr. ca. 130 mal.

Studien über das Integument der Säugetiere.

III. Die Anordnung der Haare bei Thryonomys (Aulacodus) swinderianus (Temminck)[1].

Von

Dr. phil. **Fritz Römer**,

Assistenten am zoologischen Institute der Universität Jena.

Mit Tafel XXVII und 1 Abbildung im Text.

Die äußerst regelmäßige, alternierende Anordnung der Haare und Haargruppen, die mehr oder weniger an allen Säugetieren zu konstatieren ist, kann nur in dem früheren Vorhandensein eines Schuppenkleides ihre Erklärung finden. Die zahlreichen Arbeiten, welche in den letzten 5 Jahren über die Haut der Säugetiere veröffentlicht worden sind, gipfeln alle in der übereinstimmenden und einwandsfreien Annahme, daß die Vorfahren der Säugetiere unter schuppentragenden, niederen Wirbeltieren zu suchen sind.

Bei denjenigen Säugetieren, bei denen Schuppen und Haare zusammen vorkommen, treten die Haare meistens unter oder auf dem hinteren, freien Rande der Schuppen an die Oberfläche und zwar in der Regel in Gruppen zu dreien oder mehreren, unter denen sich ein Haar, das sogenannte Mittelhaar, an Stärke hervorthut. Die Haargruppen liegen demgemäß ebenso, wie die Schuppen, in alternierenden Reihen, sie sind dachziegelartig oder

---

1) Meine Hautstudie II behandelt das Integument der Monotremen. Da diese Arbeit vor der Hautstudie II abgeschlossen und abgeliefert war, wäre eine frühere Drucklegung wünschenswert gewesen. Diese ließ sich aber aus äußeren Umständen (die Arbeit erscheint in den Jenaischen Denkschriften) nicht ermöglichen. Ich muß daher in dieser vorliegenden Arbeit auf meine noch im Druck befindliche Abhandlung verweisen.

imbrikat angeordnet. Bei vielen Säugetieren bilden die Haare aber auch auf den unbeschuppten Teilen der Haut ebensolche Gruppen oder lassen sich wenigstens auf eine derartige Anordnung zurückführen. Man darf daraus mit vollem Recht schließen, daß die schuppenlosen Teile der Haut früher gleichfalls Schuppen trugen. Die Schuppen selbst gingen verloren, die Anordnung der Haare weist aber noch auf ihr früheres Vorhandensein.

Die nicht zu leugnenden Beziehungen der Haare und Schuppen zu einander rechtfertigen diese Annahme, und wir müssen daher Max Weber[1]) zustimmen, welcher sagt: „Ich wüßte keine andere Ursache zu nennen, die imstande wäre, die regelmäßige, alternirende Anordnung zu erklären.“ Besonders sind es die Schwänze der Säugetiere, namentlich vieler Nager, welche noch solche Lagebeziehungen zwischen Schuppen und Haaren aufweisen. Die Beispiele dafür sind zu bekannt, als daß sie hier noch besonders aufgezählt zu werden brauchten. Daß jedoch nicht alle beschuppten Schwänze der Säugetiere ohne weiteres mit einander verglichen und als gleichwertig primitiv angesehen werden dürfen, sondern, daß hier auch schon sekundäre Modifizierungen mitgespielt haben können, die, wenn auch die Anordnung der Haare nicht anders als durch dasselbe einheitliche Prinzip, durch ehemalige Schuppen, zu erklären ist, den heutigen Schuppen doch schon eine andere Form und spätere Anlage, nach den Haaren, aufgedrängt haben, darauf glaube ich an dem Beispiel des Rattenschwanzes in einer besonderen kleinen Abhandlung[2]) hinreichend aufmerksam gemacht zu haben.

Es sind aber ferner auch Säugetiere bekannt, bei denen die Haare am ganzen Körper in schönster Schuppenstellung angeordnet sind, indem die 3, 5, 8 oder mehr Haare einer jeden Gruppe in einer breiten Reihe nebeneinander liegen und somit unbedingt den Anschein hervorrufen, als ob sie hinter Schuppen hervorträten Die Schuppen sind aber nicht mehr vorhanden. de Meijere[3]) und Reh[4]), von denen ersterer in seiner ausgedehnten Untersuchung zuerst das einheitliche Prinzip in der Anordnung der Haare innerhalb der ganzen Säugetierreihe nachwies und dessen phylogenetische Bedeutung betonte, während letzterer feststellte, bei

1) Max Weber, Anatomischer Anzeiger, Bd. 7, 1893, S. 418.
2) F. Römer, Jenaische Zeitschrift, Bd. 30, 1896, S. 604.
3) J. C. H. de Meijere, Morphologisches Jahrbuch, Bd. 21, 1894, S. 312.
4) L. Reh, Jenaische Zeitschrift, Bd. 29, 1894, S. 157.

welchen Säugetieren und an welchen Körperstellen noch Schuppen und Schuppenreste zu finden seien, erwähnen als Beispiele für besonders schöne Schuppenstellung der Haargruppen Acanthomys und Thryonomys (Aulacodus), sowie Hystrix und Acanthion, bei welch' letzteren beiden die Stacheln innerhalb einer Gruppe ebenfalls in breiten Reihen angeordnet sind, so daß der Anblick eines nach Schuppen sich regelnden Stachelkleides entsteht, dem die Schuppen aber entschwunden sind. Ich habe diese Stellungsverhältnisse in einer Arbeit über die Haut der Monotremen[1]) gelegentlich einer vergleichenden Betrachtung über die Horngebilde verschiedener stachelbewehrter Tiere, Echidna, Erinaceus, Cercolabes und Hystrix, näher besprochen. Nach einer Angabe von Blumenbach, der einen Embryo von Hystrix cristata beschrieben hat, soll bei diesem der ganze Körper „mit zahllosen kleinen Schuppen bedeckt sein, unter deren bogenförmigen Rändern die zarten Keime der künftigen Borsten und Stacheln hervorsprossen; auf dem Rücken und den Lenden bildet die Haut große, breite und so regelmäßig geordnete, schuppenförmige Falten, daß sie fast den Gürteln eines jungen Armadills ähneln". Wenn sich auch wohl diese Falten als harmlose Kunstprodukte, die auf Rechnung der Schrumpfung infolge der mangelhaften Konservierung zu setzen sind, herausstellen dürften, so wird eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung des Hautkleides vom Stachelschwein immerhin recht lohnend sein. Es fehlt aber bisher noch an dem dazu nötigen embryologischen Material.

Von Acanthomys hat Reh ein Embryo vorgelegen, dessen gerade hervorbrechende Haare auf dem ganzen Körper in schönster Schuppenstellung angeordnet waren. Die Beschreibung der Haargruppen von Thryonomys (Aulacodus) erfolgte nur nach der Haut erwachsener Tiere; weder de Meijere noch Reh erwähnen hierfür embryologisches Material. Abbildungen sind bisher von der Haarstellung dieser beiden Nager auch nicht gegeben worden. Die Abbildung von Thryonomys (Aulacodus), welche Matschie in den Säugetieren Deutsch-Ost-Afrikas nach einem lebenden Exemplar des Hamburger zoologischen Gartens hat zeichnen lassen, zeigt bei dem dichten Haarkleide kaum etwas von der vielbesprochenen Schuppenstellung der Haare.

Um so mehr mußte es mich überraschen, als mir Herr Kustos

1) F. Römer, Jenaische Denkschriften (Semon, Forschungsreisen), Bd. 6, 1898 (im Druck).

P. Matschie gelegentlich eines Besuches des Königlichen Museums in Berlin einen Embryo von Thryonomys (Aulacodus) zeigte, der ihm durch seine eigentümliche Haarstellung aufgefallen war. Der Wunsch nach näherer Untersuchung dieses interessanten Embryos wurde lebhaft gefördert durch das Entgegenkommen des Direktors des Königlichen Museums, Herrn Geh. Regierungsrats Prof. Dr. Möbius, dem ich dafür auch an dieser Stelle, ebenso wie Herrn Kustos Matschie für seine Bemühungen, meinen Dank aussprechen möchte.

Der Embryo stammt aus Süd-Kamerun (Yaunde-Station) und gehört nach der Bestimmung von Matschie zu Thryonomys (Aulacodus swinderianus (Temminck)[1]). Er mißt von der Nasenspitze bis zur Schwanzbasis 16 cm. Die folgende Abbildung zeigt ihn etwa um $^1/_4$ verkleinert nach einer Photographie, deren Aufnahme ich der Freundlichkeit des Herrn Assistenten Schüttauf in der Optischen Werkstätte von Carl Zeiss hierselbst verdanke.

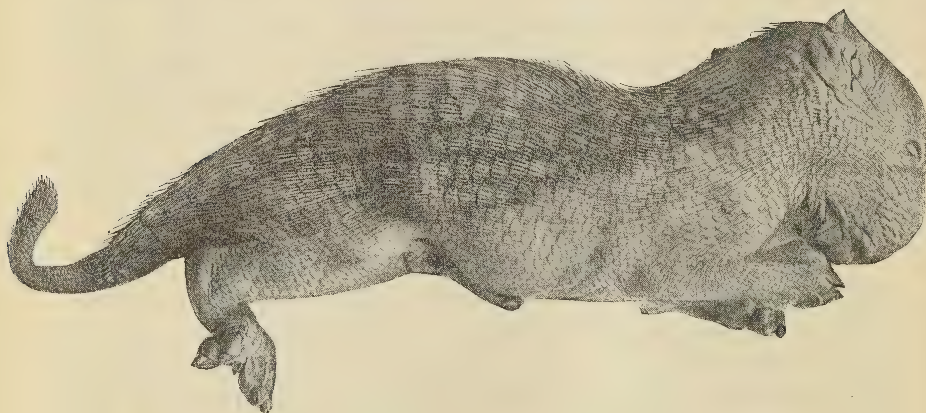


Fig. 1. Thryonomys swinderianus (Temminck). Embryo, 16 cm lang, auf $^3/_4$ verkleinert, nach einer photographischen Aufnahme.

1) Temminck nannte die afrikanische Rohrratte im Jahre 1827 Aulacodus swinderianus. Da aber der Name Aulacodus schon 1822 von Eschholtz für eine Käfergattung aufgestellt war, so muß Aulacodus swinderianus fallen und in Thryonomys swinderianus (Temminck) umgewandelt werden. Der Artname swinderianus ist nach einem Herrn van Swinderen gebildet, müßte also eigentlich swinderenianus heißen, eine Aenderung, die O. Thomas 1894 auch vorgenommen hat, die mir aber nach § 5 der Regeln für die wissenschaftliche Benennung der Tiere nicht ganz zulässig erscheint.

Beim ersten Anblick macht der Embryo zunächst den Eindruck, als ob der ganze Körper mit kleinen Schuppen bedeckt sei, unter deren hinterem, freien Rande die Haargruppen hervortreten. Bei näherer Betrachtung der Abbildung, namentlich an den Schuppenreihen des Rückens, sieht man aber alsbald, daß hier gar keine Erhebungen der Haut vorhanden sind; das Niveau der Haut ist hier nicht höher als an anderen Stellen, und wenn man eine etwas schärfere Lupe zu Hilfe nimmt, so lösen sich überall auf dem ganzen Embryo die vermeintlichen Schuppen in kleine Vertiefungen auf, welche dadurch entstehen, daß die Haut die Haare an ihrer Austrittsstelle wallartig umgreift und um das Haar eine kleine Vertiefung bildet. Die in einer jeden Haargruppe dicht nebeneinander gelagerten Vertiefungen erscheinen in ihrer Zusammenwirkung als ein kräftiger dunkler Strich und täuschen den hinteren Rand einer Schuppe vor. Dieser erscheint ferner noch dadurch verdickt, daß die dunkeln Haare an ihrer Austrittsstelle eine kleine Strecke weit durch die Haut durchschimmern und somit wiederum in ihrer Zusammenwirkung die Haut hier dunkler und dadurch etwas verdickt erscheinen lassen. Diese optischen Täuschungen kann man aber sehr leicht abschwächen, wenn man den Embryo so gegen das Licht hält, daß es von hinten auf den hinteren Rand der vermeintlichen Schuppen fällt. Man sieht dann sofort mit bloßem Auge, daß hier gar keine Schuppen vorliegen, sondern daß nur die Haare in der charakteristischen Schuppenstellung gruppiert sind. Die Haargruppen haben auf dem ganzen Körper, auf dem Rücken sowohl wie auf der Unterseite, auf dem Kopfe wie auf der Oberseite der Extremitäten bis zu den äußersten Phalangen, dieselbe Anordnung, indem je 3, 5, 8 oder bis 12 Haare nebeneinander in einer leicht gebogenen Linie liegen. Am breitesten und stärksten sind die Haargruppen auf dem Rücken, wo meist 10—12 Haare eine Gruppe bilden. Nach der Mitte des Bauches sowie auf dem Kopfe und den Extremitäten nimmt ihre Zahl ab, so daß auf der Nase und der Oberseite der Zehen die Gruppen fast nur noch aus 3 Haaren gebildet werden. Dadurch scheinen natürlich auch die vermeintlichen Schuppen von der Mitte des Rückens nach dem Bauche zu an Größe abzunehmen, wie aus der Abbildung hervorgeht.

Ein besonders auffälliger, durchgreifender Unterschied zwischen Mittel- und Nebenhaaren ist eigentlich nicht vorhanden. Auf dem Rücken des Embryos haben wohl manche Gruppen ein kräftigeres und längeres Mittelhaar, das genau die Mitte der Gruppe innehält

und am längsten ist, während die Nebenhaare nach rechts und links allmählich an Kaliber und Länge abnehmen, so daß die beiden äußersten Haare bei weitem die kleinsten sind. Doch bei der weitaus größten Mehrzahl der Haargruppen an den Seiten und auf der Unterseite ist dieses Verhältnis ein ganz anderes. In diesen Gruppen pflegen einige wenige Haare etwas kräftiger und länger zu sein, ohne daß dies aber gerade die mittleren zu sein brauchen, wie de Meijere angiebt. Ich finde sogar manche Gruppen am Bauche, in denen das mittlere Haar, wenn auch am längsten, so doch recht dünn ist, viel dünner als die beiden ihm zunächst stehenden. Diese haben das stärkste Kaliber und fallen am meisten auf, während die anderen Haare nach den Seiten zu wieder allmählich an Stärke und Länge abnehmen. In den Dreihaargruppen auf den Füßen und auf der Nase sind fast immer alle Haare gleich stark. Die Unterschiede im Kaliber der Mittel- und Nebenhaare sind überhaupt so gering, daß sie an der Abbildung bis auf wenige Gruppen des Rückens gar nicht hervortreten. Allerdings gab die Photographie davon auch kein scharfes Bild, weil der am Embryo so gut hervortretende Kontrast zwischen den dunkeln Haaren und der hellen Haut durch den bläulichen Ton der Photographie stark abgeschwächt wurde.

Die queren, alternierenden Reihen, in denen die Haargruppen stehen, sind nun in der Weise angeordnet, daß die Gruppen mit ihren Seiten rechts und links über die Gruppen der nächstfolgenden, bezw. der nächstvorhergehenden queren Reihe hinweggreifen. (Siehe die Textfigur 1.) Da in diesen Grenzgebieten auch die Haare der verschiedenen Reihen übereinander greifen, so ist es bedingt, daß auf dem Rücken und den Seiten des Embryos 13—14 dunkle Längsstreifen entstehen. In der Abbildung kommen sie ebenfalls wieder nicht so scharf zum Ausdruck wie am Tier selbst.

Die Haargruppen mit ihrer Schuppenstellung reichen etwa bis auf die Mitte des Schwanzes. Dort hören sie ganz plötzlich auf, und von hier ab ist der Schwanz bis zur äußersten Spitze nur mit einzelnen Haaren besetzt. Es ist gar kein allmählicher Uebergang zu sehen, die letzten Haargruppen haben noch 5—6 Haare, und dann beginnen unmittelbar die Einzelhaare. Sie stehen ebenfalls in alternierenden Querreihen. Da Reh und de Meijere übereinstimmend angeben, daß am Schwanze des erwachsenen Tieres die Haare regelmäßig zu dreien stehen, so müssen wir annehmen, daß es bei unserem Embryo noch nicht zur Anlage der

Nebenhaare gekommen ist. Immerhin ist der plötzliche Uebergang in der Mitte des Schwanzes auffällig. In der Abbildung tritt diese Grenze deutlich hervor.

Gehen wir nach der äußeren Inspektion der Haut nunmehr zum mikroskopischen Studium derselben über, wozu Schnitte durch Hautstückchen von den verschiedensten Körperstellen dienen sollen, so sehen wir, wie ein Blick auf die Figuren 1—5 der Tafel XXVII lehrt, daß nirgendwo auch nur eine Spur von Hornschuppen zu entdecken ist. Die Haut zeigt freilich an ihrer Oberfläche mannigfache und verschiedenartige Erhebungen und Einsenkungen, denen aber weiter keine Bedeutung beigemessen werden kann, da sie weiter nichts als zufällige Unebenheiten sind, wie sie jeder Haut, namentlich der weniger sorgfältig konservierten, eigen sind. Die Epidermis zeigt auch an solchen Stellen keinerlei Veränderung, sie ist überall gleich stark und macht alle diese Unebenheiten gleichmäßig mit. Auch finden sich in der Cutis keine Stellen, an denen eine besondere Wucherung ihrer Zellen wahrzunehmen wäre, wodurch die Erhebungen der Haut veranlaßt sein könnten. Auf dem Längsschnitt durch die Haut des Rückens (Fig. 2) scheinen sich über den Haaren flache, schwanzwärts gerichtete Papillen erhoben zu haben, doch ist auch hier keine besondere Vermehrung der Cutiszellen sichtbar, und bei näherer Betrachtung erweisen sich diese Papillen auch als weniger bedeutungsvoll, als wie es auf den ersten Anblick den Anschein haben könnte. Ueber dem Haar rechts ist das allgemeine Niveau der Haut überall von derselben Höhe; selbst über der Austrittsstelle des Haares erhebt sie sich nicht höher als über der Basis des Haares. Ueber dem linken Haar ist das Niveau der Haut jedoch etwas höher. Aber diese Erhebung ist nur über dem Haar zu konstatieren. Verfolgt man die Schnittserie weiter, so findet man, daß die Haut zwischen zwei Haaren einer Gruppe oder einer vermeintlichen Schuppe vollkommen eben wird und gar keine Erhöhung nach hinten zeigt, welche einer Papille gleich kommt. Ich glaube daher, daß die Papillen, wie wir in der Fig. 2 links eine sehen, nur scheinbarer Natur sind und dadurch entstehen, daß die Haut die Haare an ihrer Ausmündung wallartig umgreift. Auf dem Querschnitt durch die Haut des Schwanzes (Fig. 4) sieht man drei Haarquerschnitte isoliert über der Haut liegen. Bei dem mittleren tritt die Einsenkung, die sich um jedes Haar bildet, klar zu Tage. Auf den weiteren Schnitten schließen sich die Ränder der Epidermis allmählich oben um das Haar zusammen und nehmen es in sich

auf, wie der oberste Haarquerschnitt in derselben Figur am weitesten rechts zeigt. Und wenn man auch die Erhebungen der Haut über den Haaren (Fig. 2 links) auf einen aktiven Vorgang der Cutis zurückführen und sie als echte Cutispapillen ansehen will, so kommen solche Erhebungen jedenfalls nur an einzelnen eng umschriebenen Stellen dort vor, wo die Haare aus der Haut heraustreten, und es ist mit Sicherheit zu behaupten, daß eine allgemeine große Papille, welche einer einheitlichen Schuppe über einer jeden Haargruppe zu Grunde läge, nicht mehr gebildet wird. Daß hier ehemals Schuppen gelegen haben, steht natürlich außer Zweifel. Es ist von ihnen aber außer dem Platze, wo sie gestanden haben, nur noch eine ganz geringe Spur übrig geblieben.

Die Gruppenanordnung der Haare tritt auf den Querschnitten (Fig. 1 und 3) klar zu Tage. Die Querschnitte der Haare sind nicht rund, sondern dorsoventral abgeplattet. Beachtet man ihre Form an den verschiedenen Schnitten genauer, so ergiebt sich, daß die Haare im allgemeinen an ihrer Basis, also tief unten in der Haut, rund sind, während sie nach der Spitze zu, etwa von dort ab, wo der verhornte Haarschaft im Innern beginnt, gewöhnlich platter werden, so daß der Querschnitt länglich und parallel der Hautoberfläche gelagert ist. An der Basis sind einzelne Haare seitlich etwas komprimiert (Fig. 1), wie auch sonst wohl noch einige Deformationen zu bemerken sind, die wohl den engen Verhältnissen und dem dadurch bedingten Druck, dem die Haare einer Gruppe unterliegen, zugeschrieben werden müssen. Sie bleiben aber bei weitem in der Minderzahl. Man kann manche Haare finden, und in der Fig. 1 tritt das auch zu Tage, deren äußere Wurzelscheide ziemlich rund ist, während in ihrem Innern ein dorsoventral komprimierter Schaft liegt. Am Bauche und am Schwanze (Fig. 3 und 4) sind die Haare weit mehr rund. Betrachtet man die Haare des Embryos mit einer scharfen Lupe, so erscheinen sie rund, während das erwachsene Tier deutlich platte Haare hat. Die Abplattung ist also an den kleinen und jungen Haaren noch so gering, daß man sie nur auf Schnitten wahrnehmen kann.

Das Kaliber der Haare ist nicht gleich. Im allgemeinen kann man nach den Querschnitten sagen, daß die mittleren Haare einer jeden Gruppe die stärksten, die äußersten dagegen die schwächsten sind; ein deutlich unterschiedenes Mittel- oder Haupthaar tritt jedenfalls nicht hervor. Man kann aus diesem Mangel eines Mittelhaares schon mit Sicherheit auf die Entstehung der Haar-

gruppen schließen. Weitere Beobachtungen habe ich nicht darüber anstellen können, da mir nur dieses eine Stadium von 16 cm Länge zur Verfügung stand. Ich habe daher mehrfach geschwankt, ob es nicht angebracht sei, die Untersuchung der Thryonomys-Haut aufzuschieben, bis ein größeres Material eine umfassendere Unterlage dazu gäbe. Da aber ein solches nicht so bald zu erwarten steht, und der vorliegende Embryo, wenn er auch keine Veranlassung bietet, der Haar- und Schuppenfrage eine neue Wendung zu geben, immerhin eine willkommene Bestätigung unserer jetzigen Ansichten von den topographischen Beziehungen zwischen Haaren und Schuppen liefert, auch einige allgemeinere Erörterungen gerechtfertigt erscheinen läßt, so habe ich mich doch entschlossen, ihn zum Gegenstand einer besonderen kleinen Hautstudie zu machen.

Nachdem es gelungen ist, bei Echidna die Entstehung der Haargruppen durch Knospung aus der Anlage des Mittelhaares nachzuweisen[1]), eine Thatsache, die geeignet erscheint, die MAURER'sche Ableitung des Haares aus den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere auf das nachdrücklichste zu stützen, lag es nahe, bei Thryonomys, einem Tier mit so ausgesprochenem primitiven Hautcharakter, denn als solchen müssen wir die wohlausgebildete Schuppenstellung der Haargruppen doch betrachten, noch weitere primitive Charaktere der Haare zu finden. Dazu ist nun freilich die Entwickelung der Haargruppen schon zu weit vorgeschritten, und ich möchte auch aus der Erscheinung, daß kein eigentliches größeres Mittelhaar in ihnen vorhanden ist, mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Haare sich selbständig direkt von der Epidermis aus anlegen. Wenn das Mittelhaar den Mutterboden für die Nebenhaare seiner Gruppe abgiebt, muß es sich frühzeitig vor ihnen anlegen und wird meist größer und stärker bleiben als der ältere und anfangs besser ernährte Kostgänger der Epidermis. Es könnte ja allerdings der Unterschied im Laufe des späteren Wachstums wieder ausgeglichen sein. Aber ich glaube, die Nebenhaare sind bei Thryonomys bereits zu selbständig geworden, worauf ihre scharfe Trennung voneinander, ihre mächtig entwickelten Talgdrüsen, die jedem einzelnen Haar zukommen und mit ihm in einen gemeinsamen bindegewebigen Haarbalg eingeschlossen sind, schließen lassen, als daß man eine Entwickelung aus der Anlage des Mittelhaares annehmen könnte. Man würde denn auch wohl gelegentlich ein Haar finden, bei dem noch ein

1) F. RÖMER, Jenaische Denkschriften, Bd. 6, 1898 (im Druck).

zweiter Haarschaft mit in dem gemeinsamen Haarbalg eingeschlossen läge. Bei der Ratte habe ich solche Haare mehrfach gefunden und abgebildet (Jen. Zeitschr., Bd. 30, Taf. XXVIII). Ich wußte damals nichts aus diesen Befunden zu machen, halte sie aber jetzt nach der Untersuchung von Echidna für solche Haare, bei denen sich durch Knospung der ersten Anlage noch ein zweites Haar in demselben Haarbalg entwickelt hat.

Die histologischen Details der Haare bieten kein besonderes Interesse, kommen auch für die vorliegende Frage nicht in Betracht. Höchstens sind die mächtigen Talgdrüsen zu erwähnen, die infolge des geringen Zwischenraumes, der zwischen den Haaren einer Gruppe bleibt, alle nach unten gedrängt sind. Dadurch entstehen ähnliche Bilder, wie auf Schnitten durch die Haut des Rattenschwanzes. Jedoch sind bei Thryonomys Haar- und Talgdrüse von einer gemeinsamen bindegewebigen Hülle umgeben. Die Basis der Haare ist in ein starkes Fettpolster eingebettet, das auf Schnitten (Fig. 1), da der Alkohol das Fett gelöst hat, sich als große, blasige Hohlräume darstellt.

An den Schnitten muß aber noch eine andere Erscheinung unser Interesse in hohem Maße beanspruchen: die zahlreichen kleinen Haaranlagen, welche sich überall auf dem ganzen Körper, auf dem Rücken, am Bauche und am Schwanze, von der Epidermis aus einsenken und zwischen die großen Haare und Haargruppen schieben. Sie sind an keine bestimmte Stelle gebunden, sondern liegen überall auf den vermeintlichen Schuppen[1]), auf ihrem hinteren Rand wie auf ihrer Basis. Doch scheint gerade der hintere Rand von ihnen bevorzugt zu sein, denn hier liegen sie besonders dicht (Fig. 5) und bilden ebenfalls Gruppen, während sie weiter vorn auf der Schuppe nur vereinzelt auftreten. Sie senken sich direkt von der Epidermis aus ein und sind nicht von den Gruppenhaaren abhängig. Auf Querschnitten findet man ihren Zusammenhang mit der Epidermis, also ihre spätere Austrittsstelle aus der Haut, dicht über den großen Haargruppen, so daß man vermuten könnte, daß sie hier später eben solche breite Gruppen bilden und eine Parallelreihe zu den größeren Haargruppen liefern. Auf Längsschnitten (einem solchen ist die Abbildung 5 entnommen) sieht man aber, daß sie über einen größeren

1) Ich gebrauche hier der Kürze halber das Wort „Schuppe", womit natürlich nur der Platz zwischen den Haarreihen gemeint sein soll, über dem sich ehemals eine Schuppe erhob.

Teil der Schuppe ebenso in die Länge entwickelt sind und nicht nur ihren hinteren Rand einnehmen. Daraus müßte man schließen, daß am erwachsenen Tier zwischen den Haargruppen, welche die oben beschriebene Schuppenstellung innehalten, noch ein allgemein über den ganzen Körper entwickeltes Haarkleid vorkommt, das nicht ebensolche regelmäßige Gruppierung hat, aber doch auf dem hinteren Rande der vermeintlichen Schuppen besonders dicht angeordnet ist. Die Litteratur giebt hierüber keinen Aufschluß. de Meijere und Reh erwähnen nur die Gruppen von 4—7 Haaren, die deutlich alternieren und weit auseinanderstehen. Da die Sammlung des hiesigen zoologischen Institutes Thryonomys-Material nicht besitzt, wandte ich mich, um auch die Haut des erwachsenen Tieres studieren zu können, an das Königliche Museum in Berlin und erhielt durch Herrn Kustos Matschie ein Stück trockener Haut. Dieses hat aber zwischen den alternierenden Haargruppen nur wenige, meist vereinzelt stehende feinere Haare. Sie stehen den größeren ziemlich nahe, sind aber nur an wenigen Stellen so zahlreich und so regelmäßig gestellt, daß sie parallele Reihen zu ersteren bilden. Ihre Zahl und Dichtigkeit entspricht aber bei weitem nicht der Zahl und Gruppierung der Anlagen, die wir an den Schnitten des Embryos sahen. Das Verständnis für diese Differenz giebt mir eine briefliche Mitteilung von Herrn Matschie, welche besagt, daß das Stück Haut einem „Sommerfell“ entnommen sei und daß an anderen Bälgen und jungen Tieren solche feinen Haare viel zahlreicher vorkämen. Ich habe dann später selbst die Bälge des Berliner Museums daraufhin ansehen können und fand, daß an den als „Winterfell“ bezeichneten Bälgen, namentlich aber an solchen von jüngeren Tieren ein allgemeines dichtes Haarkleid zwischen den anderen Haargruppen vorkommt. Bei einem Exemplar hielten sie auch eine regelmäßige Reihenanordnung inne, ebenfalls alternierend und Querreihen bildend, wie die anderen Gruppen. Doch war diese Regelmäßigkeit nicht auf dem ganzen Körper zu konstatieren. Es entspricht also diese Verteilung der Annahme, die wir auf Grund der kleineren Haaranlagen an unserem Embryo machen konnten. de Meijere und Reh haben zweifelsohne auch nur Sommerfelle von Thryonomys vor sich gehabt, da ihnen sonst die zahlreichen feineren Haare nicht entgangen wären.

Das Sommerkleid des Thryonomys wird also von den zuerst angelegten Haaren, welche heute noch eine solche Anordnung einnehmen, als ob sie hinter Schuppen stünden, hinter denen sie zweifellos ehemals ihren Ursprung nahmen, allein gebildet, während

den dichten Haarbesatz des Winterpelzes die zahlreichen feineren Haare liefern, welche sich erst viel später anlegen und den Raum zwischen den Haargruppen einnehmen, den die Schuppen ehemals innehatten. Mit dem Beginne einer neuen Sommerzeit und dem dadurch bedingten Haarwechsel, der sich ja wohl bei allen Säugetieren mehr oder weniger merkbar vollzieht, schwinden die zuletzt entstandenen Haare als die weniger stabilen und eingebürgerten Elemente jedesmal wieder, um zur Winterzeit von neuem entwickelt zu werden. Es ist dem Haarwechsel, soviel ich weiß, von dieser Grundlage aus wenig Beachtung geschenkt worden. Es würde sich verlohnen, hierüber eine Untersuchung an einem umfangreicheren Material, namentlich an Tieren mit Haargruppen in ausgesprochener Schuppenstellung, anzustellen. Freilich gehört dazu ein sorgfältig gesammeltes Balgmaterial mit genauen biologischen Notizen über die Temperatur und die Jahreszeit, bei welcher die Tiere gelebt haben. Denn ich glaube, daß diesen biologischen Vorgängen, die sich heute noch in jedem Frühjahr und Herbst wiederholen, eine tiefere phylogenetische Ursache zu Grunde liegt.

In meiner schon erwähnten Arbeit über die Haut der Monotremen habe ich im Schlußkapitel an der Hand einer biologischen Erwägung den Weg, den die Haare in ihrer phylogenetischen Entwickelung genommen haben, zu skizzieren versucht. Wir müssen uns danach das Haarkleid als einen Wärmeschutz gegen die immer mehr zunehmende Abkühlung der Temperatur entstanden denken. Da wir die Säugetiere von schuppentragenden Vorfahren ableiten, so ergiebt sich, daß die Entstehung der Haare mit dem Schwund der Schuppen Hand in Hand ging. Aus verschiedenen Gründen, namentlich mechanischen, können sich die Haare zunächst nur unter dem hinteren freien Rande der Schuppen entwickelt haben, wodurch zugleich die platte Form der Haare durch den Druck, den die Haare unter den Schuppen zu erleiden hatten, verständlich wird. Auf Grund meiner an den Embryonen von Echidna gewonnenen Resultate sehe ich in Uebereinstimmung mit Maurer die Hautsinnesorgane als den Boden an, aus dem histologisch die Haare ihren Ursprung nehmen konnten. Die Ausbreitung der Haare und Haargruppen ist zunächst nicht weiter in die Schuppe hinein, sondern nur über ihren hinteren, freien Rand erfolgt. Als dann späterhin die Schuppen immer mehr an Bedeutung verloren und schwanden, haben sich die Haare erst ihrer Plätze bemächtigen und allgemein über die ganze Haut ausbreiten können.

Biologisch läßt sich diese Annahme so verstehen, daß dem Wärmeschutz und der Wärmeregulation gegen eine geringe Abkühlung des Klimas durch das spärliche Haarkleid unter dem hinteren Rande der Schuppen Genüge geleistet wurde. Gegen eine weitere Abnahme der Temperatur konnte es aber nicht hinreichend Schutz gewähren; es bedurfte dazu eines viel dichteren Haarkleides, welches aber erst entstehen konnte, als die Schuppen an Bedeutung verloren und schwanden. Die Temperatur-Abnahme betrachten wir somit als den maßgebendsten Faktor bei der Entstehung des Haarkleides der Säugetiere.

Aber nicht nur die Entstehung der Haare findet hierdurch ihre Erklärung, sondern auch die des warmen Blutes und der Schweißdrüsen, wie ich in der Monotremen-Arbeit näher erläutert habe. Die beiden Stufen in der Phylogenie des Haarkleides sehen wir nun heute noch in schönster Deutlichkeit an dem Thryonomys-Embryo ontogenetisch zum Ausdruck gebracht. Zuerst entstehen die Haargruppen unter dem hinteren Rande der ehemaligen Schuppen, dann erst das allgemeine Haarkleid auf dem ganzen Körper. Und diese phylogenetischen Stadien aus der Geschichte der Haarentstehung wiederholen sich heute noch alljährlich beim Uebergang aus der Winter- in die Sommerzeit und umgekehrt, wobei noch dieselben Faktoren maßgebend sind, wie beim ersten Auftreten. Eine Temperaturzunahme, Sommerzeit, bringt heute die vielen kleinen Haare auf den Schuppen-Plätzen wieder zum Schwunde, während ehemals eine Temperatur-Abnahme ihr Auftreten bedingte und verursachte. Gewiß werden auch noch andere Tiere mit ausgesprochenem Sommer- und Winterfell in dieser Frage weitere Aufschlüsse geben. Vielleicht werden sich hierbei auch willkommene Aufschlüsse über die Verbreitung der Schweißdrüsen und ihren Ersatz bei schweißdrüsenlosen Tieren ergeben.

Neben der Erhöhung der Körperwärme und ihres Schutzes, des Haarkleides, bedurfte es auch noch eines Wärmeregulations-Apparates, und das sind die Schweißdrüsen. Wir kennen nun eine ganze Reihe von Säugetieren, welche Schweißdrüsen überhaupt nicht, z. B. Echidna, oder nur in sehr geringer Ausdehnung an den Sohlenballen, z. B. die Ratten, besitzen. Es erhebt sich mit Recht die Frage, wie bei solchen schweißdrüsenlosen Tieren die Regulation des Wärmehaushaltes bewerkstelligt wird. Bei Echidna verursacht eine geringe Beunruhigung, wie ich an einem im hiesigen physiologischen Institut lebend gehaltenen Exemplar mehrfach beobachten konnte, eine erheblich schnellere Atemthätigkeit, die mit

geöffnetem Schnabel erfolgt und bei der kleinen Mundspalte eine geraume Zeit zur Herstellung der Temperatur-Gleichmäßigkeit gebraucht. An dem Thryonomys-Embryo fand ich ebenso wie bei den Ratten tubulöse Drüsen nur in den Sohlenballen. Sie mögen an der übrigen Haut noch nicht entwickelt sein, aber DE MEIJERE erwähnt auch nichts von solchen, und somit ist leicht anzunehmen, daß sie gänzlich fehlen. Das wäre bei dem allgemeinen primitiven Charakter der Thryonomys-Haut nicht weiter auffällig, und es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß bei dem außerordentlich spärlichen Haarkleid, denn als solches muß man die wenigen und in großen Entfernungen stehenden Haargruppen des Sommerfelles immerhin ansehen, noch kein Bedürfnis nach Schweißdrüsen eintrat; in der Sommerzeit ermöglicht vielleicht die dünnere Haardecke eine schnellere Abkühlung der Körperwärme. Man kann aber dieser Ansicht entgegenhalten, daß bei schweißdrüsenlosen Ratten ein solcher Unterschied in Sommer- und Winterfell nicht vorhanden ist, und daß ferner doch die Schweißdrüsen eine viel feiner und prompter wirkende Wärmeregulation handhaben, können als ein dünnes Haarkleid. Immerhin verlohnt es sich, auch nach dieser Richtung hin dem Haarbesatz der Sommer- und Winterfelle eine eingehendere Beachtung zu schenken, namentlich mit Bezugnahme auf Klima, Temperatur und Lebensgewohnheiten. Eine gewisse Beziehung zwischen Schweißdrüsenlosigkeit und Sommer- und Winterfell halte ich nicht für ausgeschlossen. Bietet somit die eigentümliche Anordnung der Haare des Thryonomys, die nicht anders als durch ein ehemaliges Schuppenkleid erklärt werden kann, einerseits ein allgemeineres Interesse für die Frage nach den topographischen Beziehungen zwischen Haaren und Schuppen, so kann sie uns andererseits bei der Auffassung des Schuppenkleides gewisser heute noch beschuppter Säugetiere von Wichtigkeit sein, wenn auch nur, wie ich besonders betonen möchte, in einem spekulativ-hypothetischen Sinne.

In einer Arbeit „Ueber den Bau und die Entwickelung des Panzers der Gürteltiere“ (Jen. Zeitschr., Bd. 27, 1893) hatte ich mich auf Grund der an den Gürteltierembryonen in gewissem Alter zahlreich vorhandenen Schweißdrüsen- und Haaranlagen, die später beim Eintritt der Verknöcherung des Hautpanzers teilweise wieder zerrissen werden und daher am erwachsenen Tier viel spärlicher stehen als am Embryo, veranlaßt gesehen, die Vorfahren der Gürteltiere unter echten Haartieren zu suchen, so daß man ihren heutigen Schuppenpanzer, obschon er sich histologisch an

die Schuppen der Reptilien anschließt, nicht als altes, primitives Erbstück, sondern als sekundär modifiziert ansehen muß, der sich allerdings auf einer von den alten schuppentragenden Vorfahren her ererbten Basis entwickelte. Ich betonte besonders, daß es bei der damaligen großen Unkenntnis über die Phylogenie der Haare — die Arbeiten von Maurer, de Meijere und Reh waren noch nicht erschienen — natürlich schwer zu sagen sei, wie weit sich die Vorfahren der Gürteltiere von den primitiven beschuppten Reptilien entfernt hätten, ob sie ihr Schuppenkleid gänzlich verloren, oder ob sich bei ihnen zwischen den Haaren noch Schuppenrudimente erhalten hätten, ebenso wie die heutigen beschuppten Gürteltiere noch Haar- und Schweißdrüsenrudimente aufweisen, und war der Ansicht, daß die Entstehung der Haare mit dem Schwunde der Schuppen wahrscheinlich Hand in Hand gegangen sei und daß die Haare bereits auftraten, als die Schuppen noch vorhanden waren.

Für diese hypothetische Annahme bietet uns, so meine ich, der vorliegende Thryonomys-Embryo eine gute Grundlage, an der man sich den Vorgang der Rückbildung eines Schuppenkleides bei dem Auftreten der Haare und sein späteres Wiederauftauchen verständlich machen kann. Die Haargruppen zeigen noch dieselbe Anordnung, welche sie bei ihrem ersten Auftreten hinter den Schuppen einnahmen; sie haben noch genau den Platz inne, den ihnen die Schuppen vorschrieben. Die Schuppen sind aber gänzlich geschwunden. Es beginnt eben die Anlage eines weiteren allgemeinen Haarkleides, das sich des Platzes, auf dem die Schuppen ehemals standen, bemächtigt. Man kann sich nun leicht eine Zeit denken, in welcher für Thryonomys aus irgend welchen biologischen oder mechanischen Ursachen, die Ausbildung eines neuen Schuppenkleides vorteilhaft wurde. Gründe vermag ich natürlich dafür ebensowenig zu nennen, wie für die auffällige Erscheinung, daß einige Säugetiere heute noch Schuppen tragen, während andere mit gleicher oder ähnlicher Lebensweise schuppenlos sind. Die neuen, alsdann sekundären Schuppen würden dieselben Plätze zwischen den Haargruppen einnehmen, wie die ehemaligen Schuppen, welche die Anordnung der Haare regelten. Heute liegen dort stellenweise noch niedrige Cutispapillen. Sie brauchen nur an Größe und Ausbreitung zuzunehmen und das auf den Platz der ehemaligen Schuppen getretene allgemeine Haarkleid allmählich zu verdrängen. Wir würden dann embryonal noch eine Zeitlang vor den Schuppen die Anlagen dieser Haare finden, die schließlich den

Schuppen weichen müßten, während die Haargruppen hinter den Schuppen, da sie mit deren Richtung und Anordnung übereinstimmen, nicht weiter gestört werden würden. Die Schuppenstellung der Haare und die zwischen ihnen liegenden Plätze der ehemaligen Schuppen nebst ihren geringen papillären Resten würden dann „die von den schuppentragenden Vorfahren her ererbte Basis“ abgeben.

Analoge Vorgänge kann man heute noch bei Dasypus beobachten, wo die Haare auf dem hinteren Rande der Schuppen auch am erwachsenen Tier bestehen bleiben, während die zahlreichen Haar- und Schweißdrüsenanlagen zwischen und auf den Schuppen dem Hautpanzer weichen müssen.

Die Berührung dieser Frage giebt mir Veranlassung, einer Arbeit von Emma Borlotti [1]) Erwähnung zu thun, welche in den quer- und längsverlaufenden Hautfalten auf dem Rücken, namentlich am Nacken der Embryonen von Nagern, besonders von Mus decumanus Albino, ferner von Talpa, Erinaceus und Didelphys, da sie den Panzerbildungen der Gürteltiere sehr ähnlich sehen, die Reste eines Hautpanzers erblickt, wie ihn die Vorfahren der Sauropsiden und Säugetiere ganz allgemein besessen haben. Sie hält diesen Nachweis für eine Stütze der Ansichten über die Abstammung der Säugetiere von panzertragenden Vorfahren.

Die Abbildungen zeigen uns gerade an den Embryonen und Jungen von Mus decumanus sehr deutliche und mit einer gewissen Regelmäßigkeit angeordnete Falten auf dem Nacken, meist 6 an der Zahl, denen nach hinten noch unzählige kleinere und weniger durchgehende Falten folgen. Ich muß diesen Bildungen jede tiefere Bedeutung in phylogenetischer Hinsicht absprechen, denn sie sind weiter nichts als rein zufällige und gänzlich bedeutungslose Hautfalten, wie sie auf der Haut fast jeden Embryos bei gewisser Konservierung sichtbar sind. Ich habe zu meiner Arbeit über die Haare und Schuppen des Rattenschwanzes zahlreiche Embryonen gezüchtet und konserviert. Die Hautfalten sind mir dabei nicht entgangen; ich sah sie aber nur an solchen Exemplaren, welche mit einer Schrumpfung erzeugenden Konservierungsflüssigkeit, Sublimat oder Alkohol, behandelt waren. Ich

1) Emma Borlotti, Rudimenti di corazza cutanea indicati da pieghe della pelle in alcuni embrioni di Mammiferi. Ricerche Laborat. Anatom. Roma ect., Vol. V, 1896, pag. 275.

könnte den Borlotti'schen Abbildungen ebensolche mit Pérenyischer Lösung konservierter Rattenembryonen an die Seite stellen, welche nicht das leiseste Fältchen zeigen. Man kann aber auch an diesen Embryonen künstlich solche Falten hervorrufen, wenn man sie aus ihrer gekrümmten, embryonalen Lage bringt und gerade zu biegen versucht. Es entstehen alsdann genau dieselben Falten, wie sie Verfasserin abgebildet hat. Die nunmehr für den kürzer gewordenen Embryo viel zu große Haut muß sich naturgemäß in Falten legen.

Das Wachstum der Haut ist anfänglich ein sehr großes; daher müssen an jungen Tieren, wie man an jungen Ratten, Hunden etc. oft genug sehen kann, auf ihrer Oberfläche Falten und Runzeln entstehen. Ich habe in der Entwickelungsgeschichte der Echidnahaut auch solche Falten und Erhebungen besprochen, die sogar zwischen den Stachelanlagen in gewissen Stadien so regelmäßig liegen, daß man sie mit den primären Hautpapillen mancher Säugetiere vergleichen möchte. Auch sie waren aber nur an geschrumpften, nicht an glatt konservierten Embryonen desselben Stadiums sichtbar, weshalb ich ihnen ebensowenig Bedeutung beimessen konnte, wie den von Borlotti beschriebenen Faltenbildungen.

Wenn die vorliegende Untersuchung des Thryonomys-Embryos auch keine Resultate zu Tage gefördert hat, welche die von de Meijere und Reh beschriebenen Befunde am erwachsenen Tier verbessern oder ersetzen könnten, so war sie doch immerhin lohnend, weil sie erstens eine auf embryologischer Grundlage beruhende, willkommene Bestätigung und Ergänzung ihrer Ansichten lieferte, und zweitens, weil sie für einige allgemeine Fragen mehr hypothetischen Charakters Anhaltspunkte bot.

Sie hat uns wiederum gezeigt, wie wichtig für eine allseitige Deutung der Säugetierschuppen und Haare die Kenntnis ihrer Entwickelungsgeschichte ist.

Wie für die Monotremenhaut, so hoffe ich demnächst auch eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung für die Marsupialier-Haut liefern zu können, wozu mir fortlaufende Embryonen-Serien verschiedener Beuteltiere aus der Semon'schen Ausbeute als Material dienen werden.

Jena, im Dezember 1897.

Figuren-Erklärung.

Tafel XXVII.

Schnitte durch die Haut von Aulacodus swinderianus Temminck, Embryo von 16 cm Länge.

Fig. 1. Querschnitt aus der Haut des Rückens. Man sieht drei Haargruppen in ihrer Anordnung, von denen die oberen beiden dicht vor ihrer Austrittsstelle aus der Haut, die untere dicht an der Basis der Haare getroffen ist. Ueber den Haargruppen sieht man die kleineren Anlagen des allgemeinen Haarkleides. Zeiss, Ok. 2, Obj. A^2.

Fig. 2. Längsschnitt aus der Haut des Rückens. Zwei Haare mit den darüber liegenden vermeintlichen Schuppen-Papillen im Längsschnitt. Ueber dem rechten Haar ist das allgemeine Niveau der Haut gleichmäßig hoch, über dem linken steigt es nach dem hinteren Rande der Papille etwas an. Die kleinen Anlagen des allgemeinen Haarkleides liegen über der Austrittsstelle der Haare, auf dem hinteren Rande der vermeintlichen Schuppen dichter. Ok. 2, Obj. A^2.

Fig. 3. Querschnitt aus der Haut des Bauches. Drei Haargruppen, deren Haare im Querschnitt mehr rundlich sind, als die Haare des Rückens. Ok. 2, Obj. A^2.

Fig. 4. Querschnitt aus der Haut des Schwanzes. Die Haare liegen einzeln und bilden noch keine Gruppen. Ok. 2, Obj. A^2.

Fig. 5. Aus einem Längsschnitt durch die Haut des Rückens. Die dichtere Gruppierung der Haare des allgemeinen Haarkleides auf dem hinteren Rande einer vermeintlichen Schuppe. Ok. 2, Obj. A^2.

Jahresbericht

der

Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena

für das Jahr 1897 erstattet von

W. Kükenthal,

d. Z. I. Vorsitzenden.

I. Sitzungen.

Es fanden im Jahre 1897 15 Gesamtsitzungen und 9 Sitzungen der Sektion für Heilkunde statt. In den Gesamtsitzungen wurden 21 Vorträge und Demonstrationen gehalten, in der Sektion für Heilkunde 26.

A. Gesamtsitzungen.

1. Sitzung am 8. Januar.

Herr E. Haeckel: Fortpflanzung und Wanderung der Aale.
„ Krehl: Die Wärmeregulation der Warmblüter.

2. Sitzung am 22. Januar.

Herr Pfeiffer: Ueber die Aufnahme des elementaren Stickstoffs durch die Pflanzen.
„ Winkelmann: Demonstration des Leuchtens verschiedener Krystalle durch den elektrischen Strom.

3. Sitzung am 5. Februar.

Herr Krehl: Ueber den Wärmehaushalt im Fieber.
„ Matthes jun.: Ueber den Stoffwechsel im Fieber.

4. Sitzung am 19. Februar.

Herr Ziehen: Ueber den Hirnbalken der Säugetiere.

5. Sitzung am 30. April.

Herr Leubuscher: Selbstmordhäufigkeit in Jena und Umgebung.

6. Sitzung am 14. Mai.

Herr Winkelmann: Ueber die elektrischen Wirkungen der Röntgen-Strahlen.

7. Sitzung am 28. Mai.

Herr v. Bardeleben: Ueber Innervierung der Gliedmaßenmuskeln des Menschen.

8. Sitzung am 18. Juni.

Herr Walther: Die Entstehung der Fasergipse in Thüringen.

9. Sitzung am 2. Juli.

Herr Binswanger: Ueber die Einwirkung von Bakteriengiften auf psychische Krankheiten.

10. Sitzung am 16. Juli.

Herr Stahl: Ueber Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen [1].

Herr Kükenthal: Parasitische Schnecken.

11. Sitzung am 30. Juli.

Herr v. Bardeleben: Untersuchungen über Spermatogenese.

---

1) Zusatz des Redakteurs: Herr Stahl führte am Schluß seines Vortrags, dessen Inhalt ausführlicher in der Botanischen Zeitung 1897, Heft V/VI mitgeteilt worden ist, die Hypothese aus, daß die Entstehung und weitere Ausbildung der Symbiose zwischen den Knöllchen bewohnenden Pilzen und den Leguminosen durch die erschwerte Nährsalzbeschaffung veranlaßt worden sei. Ein genaueres vergleichendes Studium der Verbreitung der Mycorhizen hat den Vortragenden gelehrt, daß diese Einrichtung von diesem Gesichtspunkt aus ebenfalls verständlicher wird. Wurzelverpilzung findet sich nämlich ganz vorwiegend bei Pflanzen mit relativ geringer Transpirationsgröße, denen Wasserspalten oder andere Wasser ausscheidende Organe fehlen. Bei stark verdunstenden Pflanzen, die gewöhnlich zugleich Hydathoden führen, fehlt entweder Wurzelverpilzung ganz oder sie tritt doch nur unter besonderen Umständen, bei großer Salzarmut des Substrats auf. Die Konkurrenz um die Nährsalze des Bodens, welche die grünen Pflanzen nicht nur unter sich, sondern namentlich auch mit den bodenbewohnenden Pilzen zu bestehen haben, hat nach der Ansicht des Vortragenden die Veranlassung gegeben, zur Ausbildung dieser Symbiose, wie auch des Parasitismus und der Insektivorie.

Zu der mehr oder weniger weit gehenden Unselbständigkeit in der Aufnahme und zum Teil wohl auch in der Verarbeitung der Nährsalze sind bei nicht wenigen Mycorhizenpflanzen und Parasiten die Schwächung oder gar der totale Verlust der Fähigkeit, den Kohlenstoff der Luft zu assimilieren, hinzugekommen. Ausschließliche Mycotrophie, wie sie bei Monotropa entgegentritt, und komplette, mit Chlorophyllverlust verbundene Unselbständigkeit in der Ernährung bei vielen Parasiten (Orobanche, Lathraea) sind nach dieser Auffassung die Endglieder von Entwicklungsreihen, als deren erste Stufe die bequemere Nährsalzbeschaffung mit Hilfe anderer Organismen angesehen werden kann. (Referat des Vortragenden.)

12. Sitzung am 29. Oktober.

Herr WINKELMANN: Ueber elektrische Unterbrechungsapparate.
„ „ Ueber elektrische Telegraphie ohne Draht.

13. Sitzung am 12. November.

Herr ZIEHEN: Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns.

14. Sitzung am 26. November.

Herr RIEDEL: Demonstration eines Kranken mit einer Teschinkugel im Gehirn.
„ STRAUBEL: Bestimmung von Elasticitätszahlen.

15. Sitzung am 10. Dezember.

Herr HAECKEL: Darmhöhle und Leibeshöhle.

B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

1. Sitzung am 13. Januar.

Herr KREHL: Vorstellung eines Falles von FRIEDREICH'scher Ataxie.
„ STINTZING: Vorstellung eines Falles von LANDRY'scher Paralyse.
„ MATTHES: Ueber Morb. Basedow u. Thyreoidea.

2. Sitzung am 11. Februar.

Herr MATTHES: Bemerkungen über die WIDAL'sche Reaktion.
„ SCHULTESS (Stabsarzt): a) Demonstration einer virilen Hysterie (nach Durchnässung).
b) Demonstration eines Pat. mit äußerst langdauernder Obstipation.
„ ZIEHEN: Demonstration eines Pat. mit chronischer, hereditärer Chorea.

3. Sitzung am 18. März.

Herr RIEDEL: Ueber narbige Schrumpfung des Mesocolon und S Romanum, über Appendicitis-Operationen.
„ TEITZEL: Demonstration eines Hundes mit Tumoren am Alveolarfortsatz.
„ RIEDEL: Demonstration eines Hundes mit pseudoleukämischen Geschwülsten.

4. Sitzung am 6. Oktober.

Herr GUMPRECHT: Ueber Tetanie.

5. Sitzung am 14. Oktober.

Herr SCHULTZE: Ueber Retroflexio uteri.
„ BINSWANGER: Virile Hysterie.
„ GUMPRECHT: Gefahren bei plötzlicher Entwässerung des Körpers.

6. Sitzung am 4. November.

Herr Stintzing: Demonstration einer Reflexneurose.
„ Falk: Referat über geburtshilflich interessante Fälle.

7. Sitzung am 17. November.

Herr Wagenmann: Ueber Cirkulationsstörungen in der Netzhaut.
„ Stintzing: Myotonia congenita.

8. Sitzung am 2. Dezember.

Herr Gumprecht: Demonstration eines Präparates von Ponsblutung, welche intra coitum entstanden war.
„ Stintzing: Porencephalie mit alternierenden Lähmungen.
„ Ziehen: Ueber periodische Psychosen.
„ Skutsch: Ueber Perineotomie.

9. Sitzung am 16. Dezember.

Herr Stintzing: Tetanus.
„ Binswanger: a) Demonstration eines hysterischen Dämmerzustandes.
b) Demonstration eines Kranken mit zweifelhafter Diagnose: anämische Störungen des Nervensystems oder Lues?
„ Skutsch: Ueber den Kaiserschnitt.

II. Bibliothekarischer Bericht.

Zu den Gesellschaften, Redaktionen u. s. w., mit denen die Gesellschaft im Jahre 1896 Tauschverkehr unterhielt, kamen im Jahre 1897 neu hinzu sieben:

1) Thüringisch-Sächsischer Naturwissenschaftlicher Verein in Halle a/S.
2) Deutche chemische Gesellschaft, Berlin.
3) Société de Biologie, Paris.
4) Annals and Magazine of Natural History, London.
5) Akademie der Wissenschaften, St. Petersburg.
6) Laboratorio di Anatomia Normale, Rom.
7) L'Année Biologique, Paris.

Von der unter 1) aufgeführten Gesellschaft wurden auch die früheren Veröffentlichungen, soweit noch vorhanden, erworben.

In 3 Fällen schweben noch die Verhandlungen über Tausch.

Von der Tauschliste gestrichen wurden 4 Gesellschaften, die seit Jahren, trotz wiederholter Reklamationen, nichts geschickt haben.

Der Tauschverkehr umfaßt also gegenwärtig 90 Gesellschaften und Redaktionen.

Außerdem ging eine Anzahl von periodischen Veröffentlichungen und einzelnen Schriften teils als Geschenk, teils mit der Bitte um Tausch ein, ohne daß auf letztere eingegangen werden konnte.

Die Gesellschaft spricht für alle Schenkungen ihren Dank aus. Die Eingänge wurden, den Satzungen entsprechend, der Universitätsbibliothek überwiesen.

Es stellte sich demnach im Jahre 1897 die Liste der Gesellschaften und Redaktionen, deren Publikationen die Medizinisch-naturwissenschaftliche Gesellschaft teils im Tauschverkehr, teils als Geschenk erhielt, folgendermaßen:

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Deutsches Reich.	
1)	Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Centralblatt.
2)	„	Medizinische Gesellschaft	Verhandlungen.
3)	„	Gesellschaft naturf. Freunde	Sitzungsberichte.
4)	Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
5)	Breslau	Schlesische Gesellschaft f. vaterländische Kultur	Jahresberichte.
6)	Chemnitz	Naturwissenschaftl. Gesellschaft	Bericht.
7)	Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
8)	Frankfurt a. M.	Senkenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
9)	„	„ „ „	Berichte.
10)	„	„ „ „	Kataloge.
11)	Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
12)	Gießen	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik etc.	
13)	„	„ „ Abt. für Ontogenie etc.	
14)	Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Verhandlungen.
15)	„	„ „	Katalog der Bibliothek.
16)	„	„ „	Repertorium.
17)	„	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
18)	„	Thüringisch-Sächsischer Naturwissenschaftlicher Verein	Zeitschrift.
19)	Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
20)	„	„ „	Verhandlungen.
21)	Heidelberg	Morphologisches Jahrbuch.	
22)	Helgoland	Biologische Anstalt	Veröffentlichungen.
23)	Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	Veröffentlichungen.
24)	Kassel	Botanisches Centralblatt.	
25)	„	Verein für Naturkunde	Berichte.
26)	Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.
27)	München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
28)	„	„ „	Sitzungsberichte.
29)	Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
30) Wiesbaden	Nassauischer Verein f. Naturkunde	Jahrbücher.
31) Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
32) "	" " "	Verhandlungen.
	Oesterreich-Ungarn.	
33) Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
34) Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
35) Prag	K. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
36) "	" "	Jahresberichte.
37) Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
38) "	" "	Sitzungsberichte.
39) "	" "	Anzeiger.
40) "	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
41) "	" "	Verhandlungen.
42) "	" "	Abhandlungen.
43) "	K. K. Zoolog.-botan. Gesellsch.	Verhandlungen.
	Schweiz.	
44) Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
45) "	" " "	Verhandlungen.
46) "	" " "	Compte Rendu.
47) "	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
48) Frauenfeld	Thurgauische Naturf. Gesellschaft	Mitteilungen.
49) Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
50) "	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.
	Italien.	
51) Bologna	Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna	Memorie.
52) Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
53) "	" " "	Bullettino.
54) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
55) "	" " " "	Memorie.
56) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
57) "	" "	Rendiconti.
58) "	Zoologische Station	Mitteilungen.
59) Padua	R. Stazione Bacologica	Pubblicazioni.
60) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti.
61) "	" " " "	Processi verbali.
62) Rom	Laboratorio di anatomia normale	Ricerche.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
63) Turin	Archives Italiennes de Biologie.	
64) „	Archivio per le Scienze Mediche.	
65) „	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
66) „	„ „	Atti.
67) „	„ „	Osservazioni meteorologiche.
	Frankreich.	
68) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin
69) „	„ „ „	Mémoires.
70) Marseille	Musée d'histoire natur. (Zoologie)	Annales.
71) „	Faculté des sciences	Annales.
72) Paris	Musée d'histoire naturelle	Archives.
73) „	„ „ „	Bulletins.
74) „	L' Année Biologique.	
75) „	Société de Biologie	Comptes Rendus.
76) „	Société zoologique de France	Mémoires.
77) „	„ „ „	Bulletin.
	Belgien.	
78) Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts	Bulletins.
79) „	„ „	Mémoires.
80) „	„ „	Mém. couronnés (8⁰).
81) „	„ „	Mém. couronnés (4⁰).
82) „	„ „	Annuaire.
83) „	Société entomologique	Annales.
84) „	„ „	Mémoires.
85) Löwen	La Cellule.	
86) Lüttich	Archives de Biologie.	
	Holland.	
87) Amsterdam	K. Akademie van Wetenschapen, Wis- en natuurkundige Afdeeling	Verhandelingen.
88) „	„ „	Verslagen.
89) „	„ „	Jaarboek.
90) 's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
91) Haarlem	Musée Teyler	Archives.
92) Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift.
	Luxemburg.	
93) Luxemburg	Institut Grand Ducal, Sect. d. sciences natur. et math.	Publications.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
	Großbritannien.	
94) Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
95) "	" "	Proceedings.
96) Edinburgh	Royal Society	Transactions.
97) "	" "	Proceedings.
98) "	R. Physical Society	Proceedings.
99) London	Linnean Society	Transactions.
100) "	" "	Journal.
101) "	R. Microscopical Society	Journal.
102) "	Royal Society	Philosoph. Transactions.
103) "	" "	Proceedings.
104) "	Zoological Society	Transactions.
105) "	" "	Proceedings.
106) "	Annals and Magazine of Natural History.	
107) Oxford	Quarterly Journal of Microscopical Science.	
	Dänemark.	
108) Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
109) "	" " " "	Oversigt.
	Norwegen.	
110) Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
111) "	" " "	Norsk Magazin.
	Schweden.	
112) Stockholm	Nordiskt Medicinskt Arkiv.	
113) "	Svenska Läkare Sällskap	Hygiea.
114) "	" " "	Förhandlingar.
115) "	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
116) "	" "	Bihang.
117) "	" "	Öfversigt.
118) "	" "	Lefnadsteckningar.
119) Upsala	Kongl. Vetenskapssocietet	Nova Acta.
120) "	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
121) "	"	Läkare Förenings Förhandlingar.
	Rußland.	
122) Helsingfors	Finska Vetenskaps Societet	Acta.
123) "	" " "	Öfversigt.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
124)	Helsingfors	Finska Vetenskaps Societet	Bidrag till Kännedom of Finnlands Natur och Folk.
125)	„	„ „ „	Observations météorolog.
126)	Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
127)	St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
128)	„	„ „	Bulletin.
129)	„	Akademie der Wissenschaften	Bulletin.

Rumänien.

130)	Jassy	Société des Médecins et des Naturalistes	Bulletin.

Nordamerika.

I. Canada.

131)	Halifax	The Nova Scotian Institute of Natural Science	Transactions and Proceedings.
132)	Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings.
133)	Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.

II. Vereinigte Staaten.

134)	Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
135)	Boston	Society of Natural History	Memoirs.
136)	„	„ „ „ „	Proceedings.
137)	„	„ „ „ „	Occasional Papers.
138)	Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
139)	„	„ „ „ „	Annual Report.
140)	„	„ „ „ „	Bulletins.
141)	Chicago	Academy of Sciences	Report.
142)	„	„ „ „	Bulletin.
143)	Granville (Ohio)	Denison University	Bull. of the Scientific Laboratories.
144)	St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
145)	New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
146)	„	The American Journal of Science.	
147)	Philadelphia	Journal of Comparative Medicine.	
148)	„	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
149)	„	The American Naturalist.	

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
150) Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
151) „	„ „ „	Special Bulletins.
152) „	„ „ „	Proceedings.
153) „	Smithsonian Institution	Report.
154) „	U. S. Geological Survey	Bulletins.
155) „	„ „ „	Annual Reports.
156) „	„ „ „	Monographs.

Südamerika.

I. Chile.

157) Santiago	Deutscher wissensch. Verein	Verhandlungen.
158) „	Société scientifique du Chili	Actes.
159) „	Instituto de hijiene	Revista.
160) „	„ „ „	Sesiones.

II. Argentinien.

161) Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.

Australien.

162) Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
163) „	„ „ „ „	Transactions.
164) Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
165) „	Linnean „ „ „	Proceedings.

Japan.

166) Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
167) „	Medicinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.
168) „	Universität	Calendar.

Afrika.

169) Kapstadt	Department of Agriculture.	Report of the Geological Commission.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1897:

1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XXXI oder N. F. Bd. XXIV, Heft 1 u. 2.

2) Denkschriften: Semon, Forschungsreisen, Heft 9, 10, 11, oder Denkschriften, V 5, VI 1, VII 1.

III. Kassenbericht.

Der Kassenbericht wurde in der Sitzung vom 10. Dezember von Herrn Thomae geprüft und für richtig befunden. Die Einnahme betrug 2677 Mark, die Ausgaben beliefen sich auf 2565 Mark 85 Pf., bleibt ein Barvorrat von 111 Mark 80 Pf.

IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1897:

Willy Kükenthal, I. Vorsitzender,
Ernst Haeckel, II. Vorsitzender,
Max Fürbringer, Redakteur,
Karl Konrad Müller, Bibliothekar.

Die Tauschkommission wurde gebildet von dem Vorstand und den Herren Gustav Fischer, Ernst Stahl, Adolf Winkelmann.

Zum I. Vorsitzenden für das Jahr 1898 wurde in der Schlußsitzung vom 10. Dezember

Herr Skutsch

gewählt. Die übrigen Vorstandsmitglieder und die Herren der Tauschkommission wurden durch Zuruf wiedergewählt.

In einer außerordentlichen Generalversammlung vom 18. Dez. wurde das Mitglied Geh. Hofrat Prof. Dr. Bernhard Sigismund Schultze zum Ehrenmitgliede ernannt.

Die Gesellschaft hatte im Laufe des Jahres den Tod zweier Mitglieder zu beklagen, des Kais. chinesischen Oberbeamten a. D. Dr. W. Krey und des Sanitätsrates Dr. Zober.

Im Jahre 1897 schieden infolge ihres Wegganges von Jena aus der Gesellschaft aus:

Dr. Otto Bürstenbinder,
Prof. Dr. Heinrich Haeckel,
Prof. Dr. Georg Leubuscher,
Dr. Matte,
Prof. Dr. R. Neumeister,
Prof. Dr. R. Semon,
Dr. Theod. Wette.

Neu aufgenommen wurden die Herren:

Landkammerrat Vogt,
Prof. Dr. Rosenthal,
Dr. E. Knorr,
Dr. Pauly,
Dr. Gebhardt,
Dr. Zsigmondy,
Dr. Stegmann,
Dr. Löns,
Dr. Weinert,
Apotheker Dr. Schmidt.

Die Mitgliederzahl betrug somit am Ende dieses Jahres 86.

Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren die Herren:

	Jahr der Ernennung
Karl Schimper († 1867)	1855
Dietrich Georg Kieser († 1862)	1855
Louis Soret († 1890)	1864
Albert von Bezold († 1868)	1866
Thomas Huxley († 1895)	1867
Matthias Jacob Schleiden († 1881)	1878
Oskar Schmidt († 1886)	1878
Charles Darwin († 1882)	1878
Franz von Ried († 1895)	1892.

I. Ehrenmitglieder.

1)	Carl Gegenbaur, Heidelberg	1873
2)	Ottomar Domrich, Meiningen	1892
3)	Ernst Haeckel, Jena (1861)	1894
4)	Bernhard Sigismund Schultze (1858)	1897.

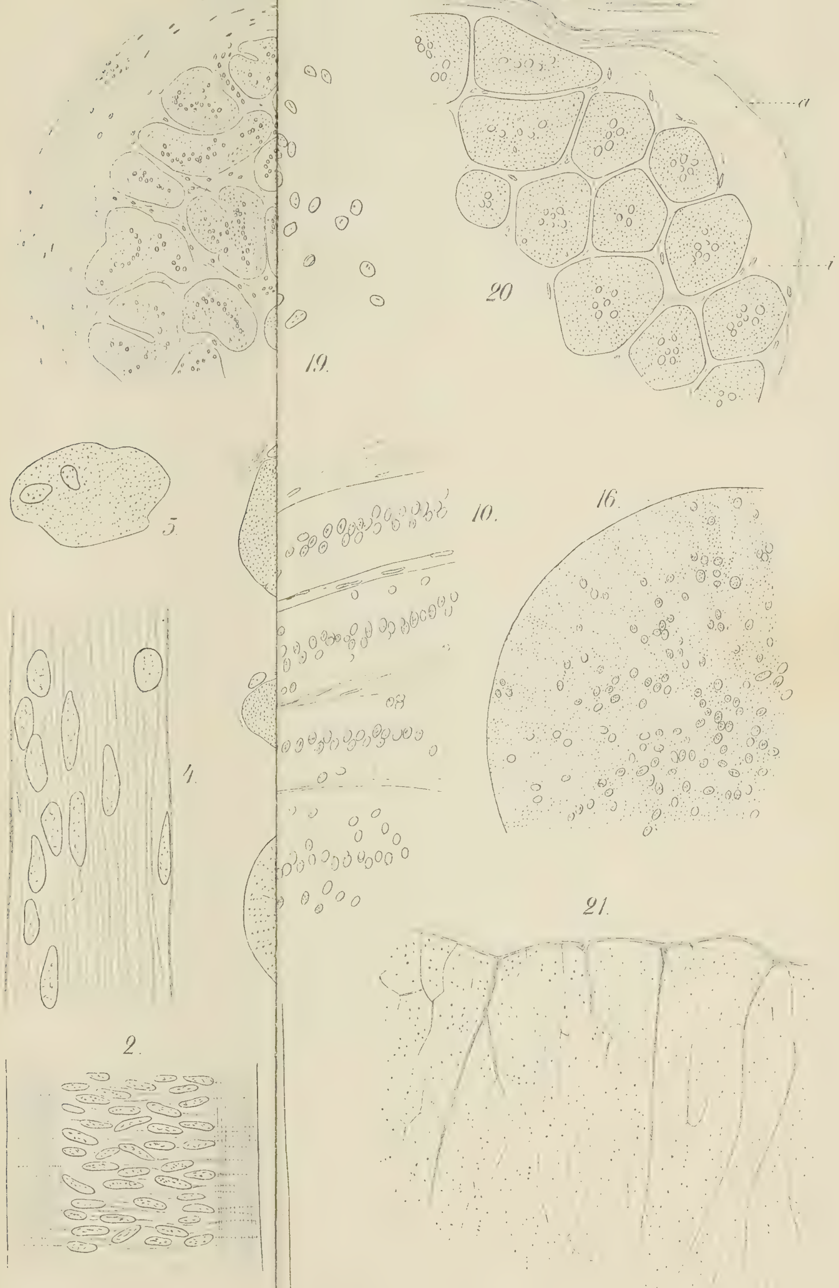
II. Ordentliche Mitglieder.

			Jahr der Aufnahme.
1)	Prof. Dr. Ernst Abbe	Jena	1863
2)	Prof. Dr. Felix Auerbach	„	1889
3)	Prof. Dr. Karl von Bardeleben	„	1873
4)	Prof. Dr. Wilhelm Biedermann, Hofrat	„	1888
5)	Prof. Dr. Otto Binswanger, Hofrat	„	1882
6)	Dr. Fritz Bockelmann, prakt. Arzt, Sanitätsrat	Rudolstadt	1875
7)	Dr. Hermann Braus, Privatdozent, Assistent a. d. anat. Anstalt	Jena	1894
8)	Dr. Friedr. Buchbinder, Gymnasialprof. a. D.	„	1889
9)	Wilhelm Butz, Realschuldirektor a. D.	„	1892
10)	Dr. Siegfried Czapski	„	1885
11)	Prof. Dr. Berthold Delbrück	„	1885
12)	Prof. Dr. Wilhelm Detmer	„	1875
13)	Dr. Paul Duden, Privatdozent	„	1894
14)	Dr. Heinrich Eggeling, Geh. Staatsrat, Univ.-Kurator	„	1887
15)	Dr. Gustav Eichhorn, prakt. Arzt	„	1891
16)	Prof. Dr. Hermann Engelhardt, Med.-Rat	„	1888
17)	Dr. Gustav Fischer, Verlagsbuchhändler	„	1885
18)	Prof. Dr. Gottlob Frege	„	1874
19)	Prof. Dr. Max Fürbringer, Hofrat	„	1888
20)	Dr. Christian Gänge, Privatdozent	„	1875
21)	Prof. Dr. August Gärtner, Hofrat	„	1886
22)	Dr. Gebhardt	„	1897

		Jahr der Aufnahme.
23) Dr. Giese, prakt. Arzt	Jena	1893
24) Prof. Dr. Georg Götz, Geh. Hofrat	„	1889
25) Dr. Ferdinand Gumprecht, Privatdozent	„	1892
26) Gustav Jonas, Apotheker	„	1890
27) Prof. Dr. Johannes Kessel	„	1886
28) Prof. Dr. Otto Knopf,	„	1889
29) Dr. E. Knorr	„	1897
30) Prof. Dr. Ludwig Knorr	„	1889
31) Rudolf Koch, Bankier	„	1893
32) Wilhelm Koch, Bankier	„	1893
33) Dr. Karl Kolesch, Gymnasiallehrer	„	1891
34) Prof. Dr. Ludolf Krehl	„	1892
35) Prof. Dr. Willy Kükenthal	„	1886
36) Dr. Künnemann, Medizinalassessor	„	1895
37) Prof. Dr. G. Linck	„	1894
38) Dr. Löns	„	1897
39) Hermann Maser, Rechtsanwalt	„	1893
40) C. Matthes, Apotheker, Rentier.	„	1896
41) Prof. Dr. Max Matthes,	„	1891
42) Prof. Dr. Wilhelm Müller, Geheimer Hofrat	„	1865
43) Dr. Karl Konrad Müller, Direktor d. Univ.-Bibl.	„	1891
44) Dr. Pauly	„	1897
45) Dr. Emil Pfeiffer, Fabrikdirektor a. D.	„	1887
46) Prof. Dr. Theodor Pfeiffer	„	1892
47) Ernst Piltz, Institutslehrer	„	1893
48) Gotth. Prüssing, Fabrikdirektor	„	1890
49) Dr. Karl Pulfrich	„	1891
50) Prof. Dr. Fritz Regel	„	1882
51) Prof. Dr. Bernhard Riedel, Geh. Med.-Rat	„	1889
52) Dr. Paul Riedel	„	1893
53) Dr. Fritz Römer, Assistent am zool. Institut	„	1893
54) Prof. Dr. Rosenthal	„	1897
55) Dr. Leo Sachse, Gymnasialprofessor a. D.	„	1876
56) Prof. Dr. Hermann Schäffer, Hofrat	„	1855
57) Prof. Dr. Ludwig Schillbach	„	1856
58) Dr. Schmidt, Apotheker	„	1897
59) Dr. Otto Schott, Fabrikdirektor	„	1882
60) Dr. Moritz Schultess, Stabsarzt	„	1896
61) Paul Schultze, Oberinspektor	„	1879
62) Prof. Dr. Moritz Seidel, Geh. Medizinalrat	„	1864
63) Prof. Dr. Settegast	„	1896
64) Dr. Lucas Siebert, prakt. Arzt	„	1881
65) Prof. Dr. Felix Skutsch	„	1884
66) Prof. Dr. Ernst Stahl	„	1881
67) Dr. Stegmann	„	1897
68) Prof. Dr. Roderich Stintzing, Hofrat	„	1890
69) Dr. Heinrich Stoy, Privatdozent, Institutsdirektor	„	1877

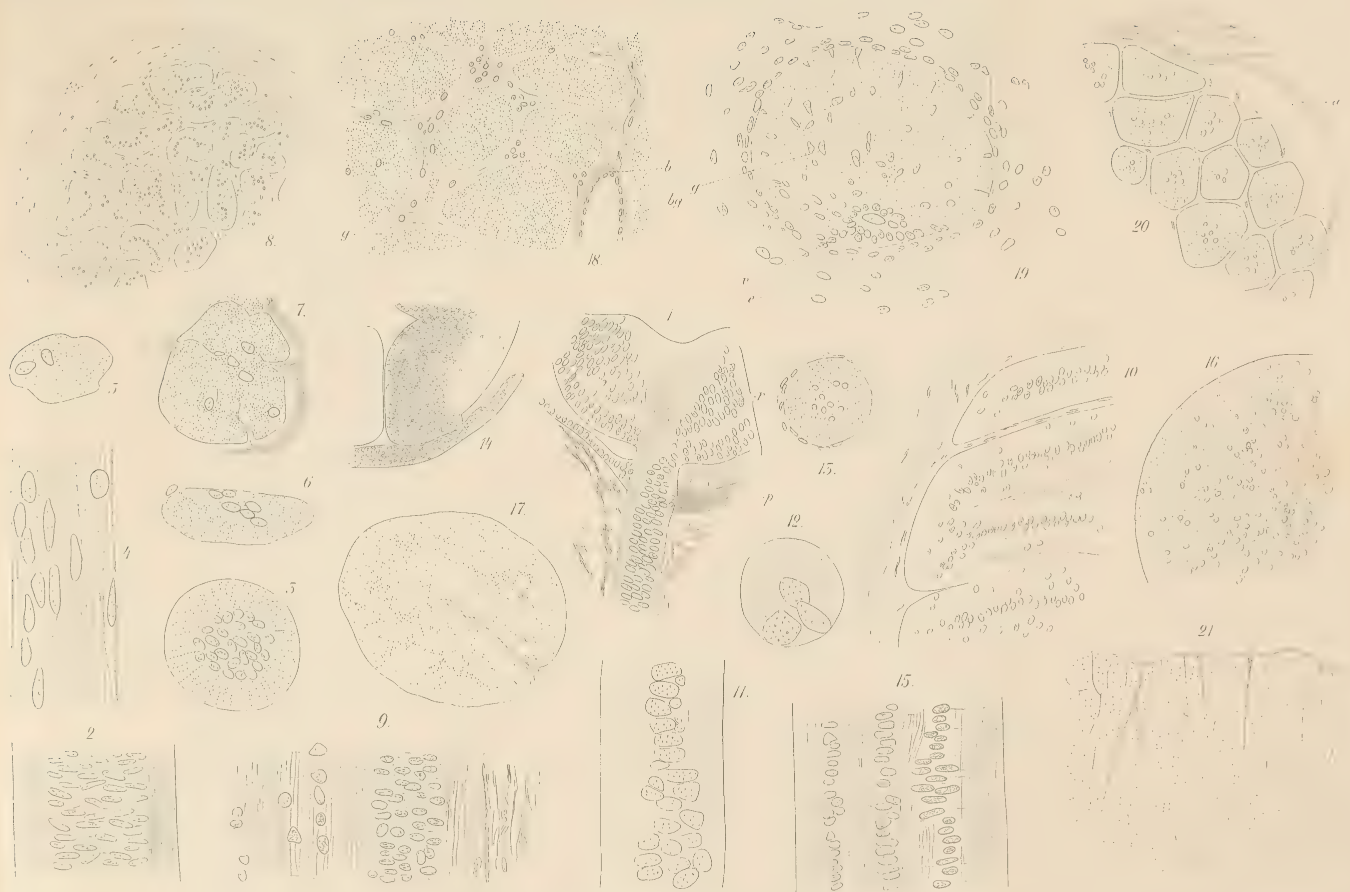
		Jahr der Aufnahme.
70) Dr. Straub	Jena	1896
71) Dr. Rud. Straubel, Privatdozent	„	1894
72) Dr. R. Teuscher, Arzt, Privatgelehrter	„	1873
73) Prof. Dr. Johannes Thomae, Geh. Hofrat	„	1879
74) Prof. Dr. August Thon, Geh. Justizrat	„	1896
75) Prof. Dr. Max Verworn	„	1891
76) Vogt, Landkammerrat	„	1897
77) Prof. Dr. August Wagenmann	„	1892
78) Prof. Dr. Johannes Walther	„	1886
79) Dr. Weinert, prakt. Arzt	„	1897
80) Friedrich Wiegmann, Apotheker	„	1893
81) Prof. Dr. Adolf Winkelmann,	„	1886
82) Dr. Wilhelm Winkler, Privatgelehrter	„	1887
83) Prof. Dr. Adolf Witzel	„	1893
84) Prof. Dr. Ludwig Wolff	„	1892
85) Prof. Dr. Theodor Ziehen	„	1886
86) Dr. Zsigmondy	„	1897

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1720



F. K. Studnicka, gez.

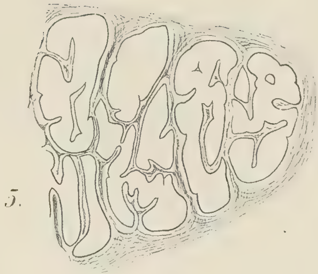
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

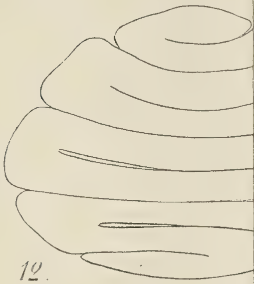


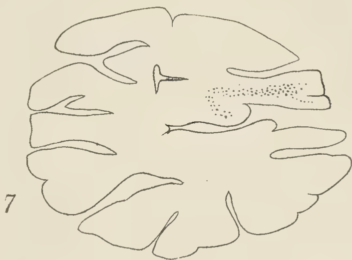
F. K. Studnicka, gez.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.


1.


5.

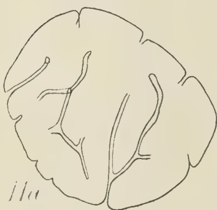

12.

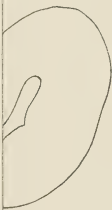

7.

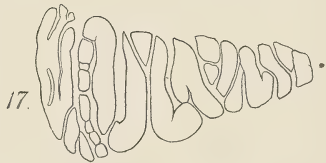

10a.

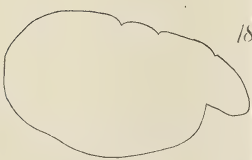



9.


11a




17.


18


19.


1.
2
3.
4.
5.
12
13
6
7
10a
b
c
d
e
8
9
11a
b
14
15
16
17
18a
b.
c
19

Fig. 1.

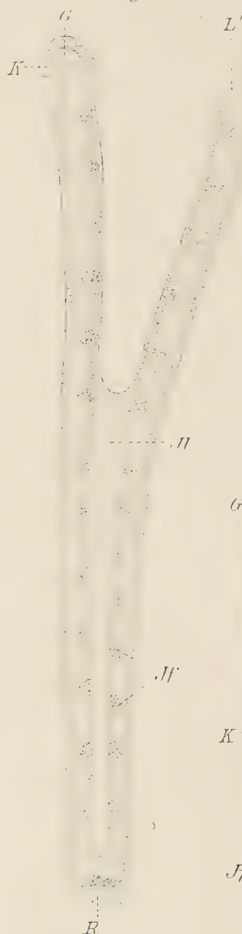


Fig. 3.



Fig. 5.

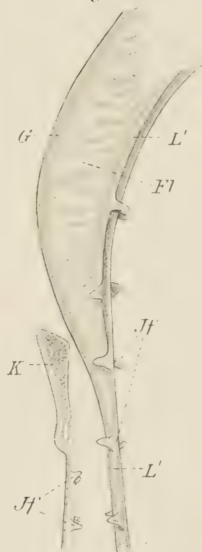


Fig. 6.

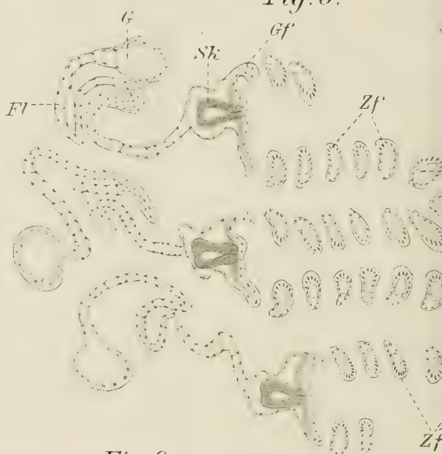


Fig. 8.

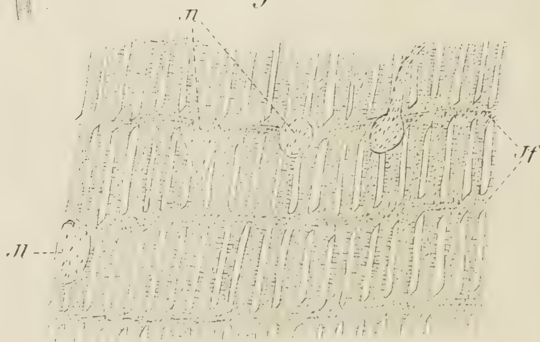


Fig. 2.



Verlag von Gusta

Fig. 4.

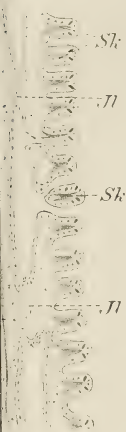


Fig. 7.

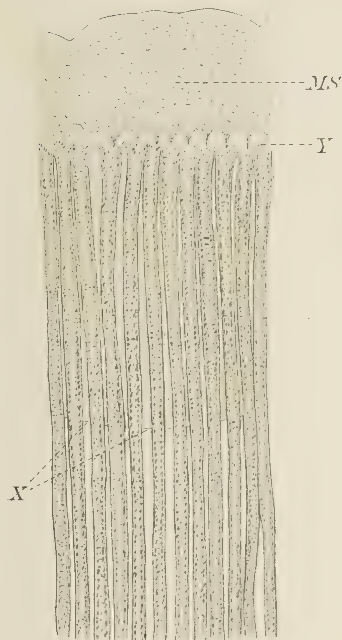


Fig. 10.

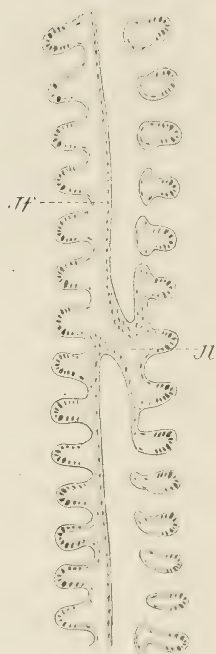
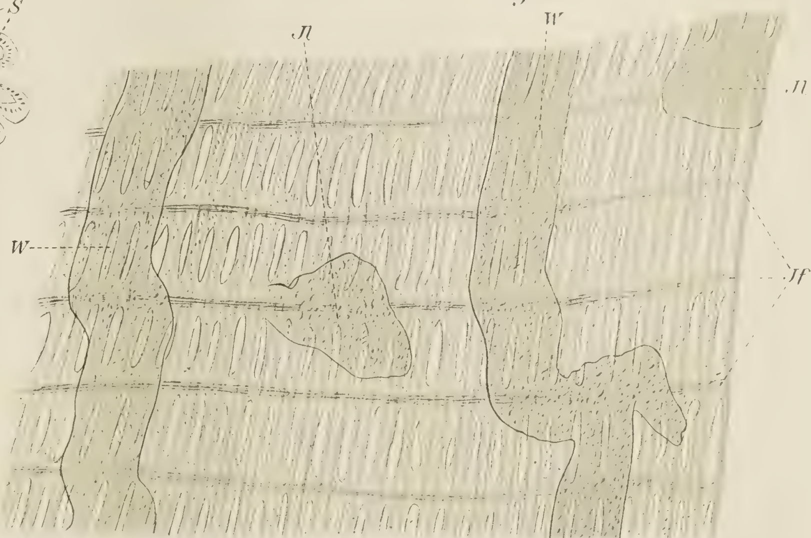


Fig. 9.



scher in Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

Fig. 1 Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10.

E. L. Rice gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena

Fig. 11.



Fig. 12.

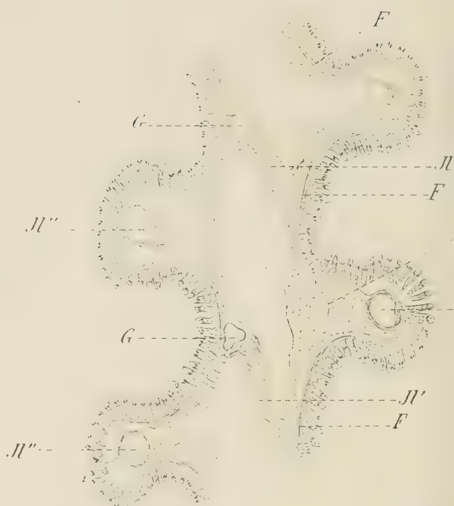


Fig. 15.

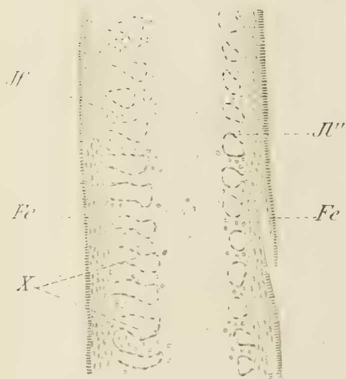
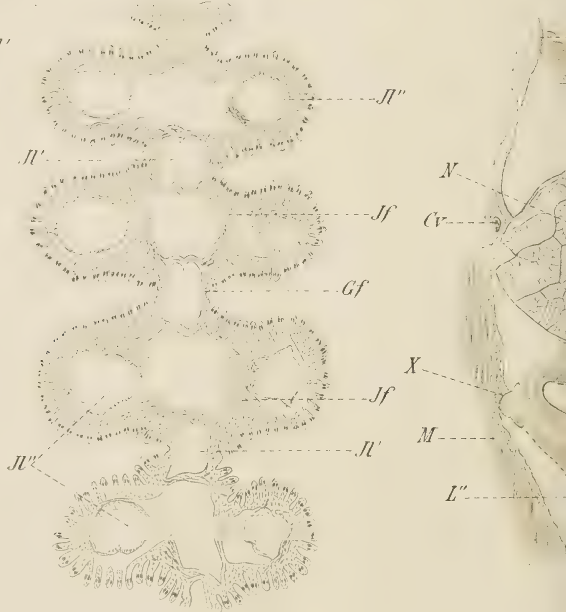
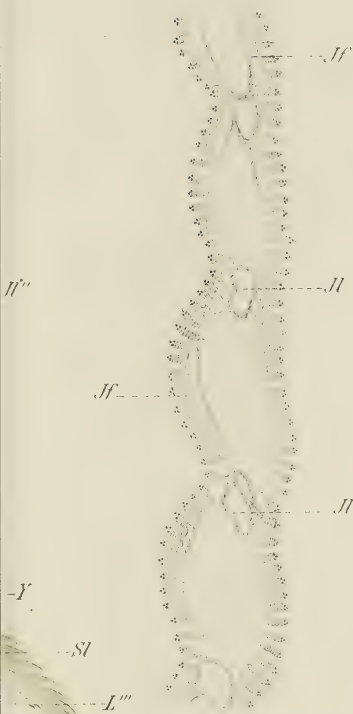
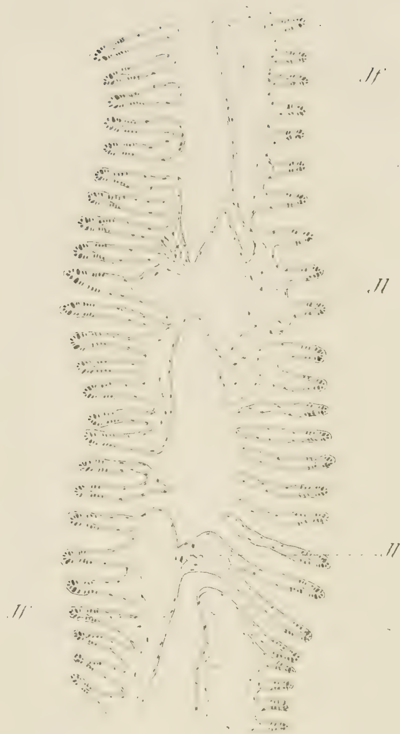
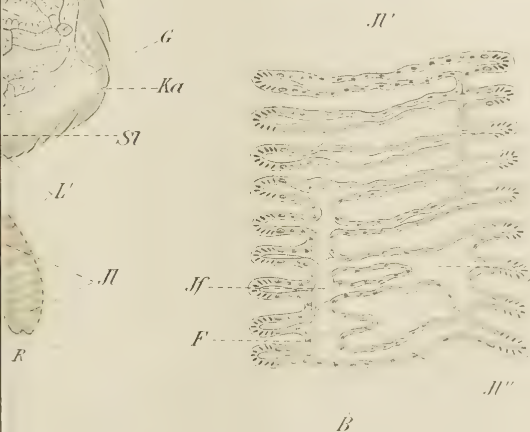


Fig. 16.











Fischer in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser.

Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.

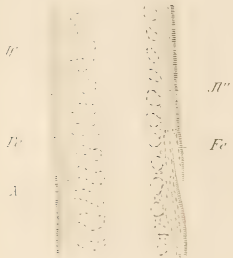


Fig. 16.

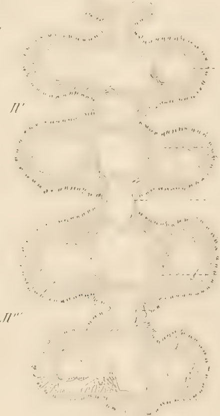


Fig. 17.

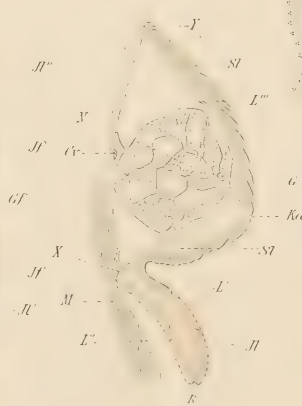


Fig. 18.

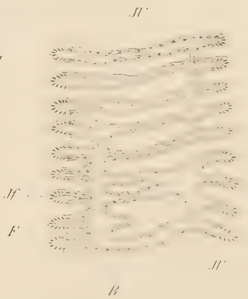


Fig. 19.



E. L. Pace gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. [illegible]

Fig. 1.

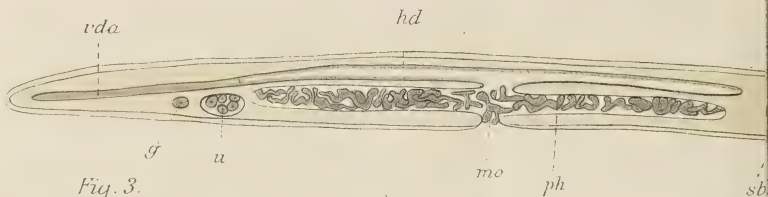


Fig. 3.



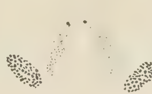


Fig. 2.

Fig. 4

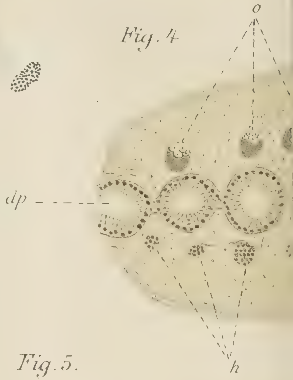


Fig. 5.

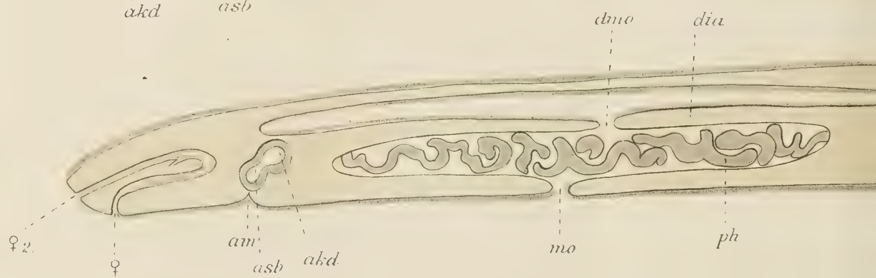
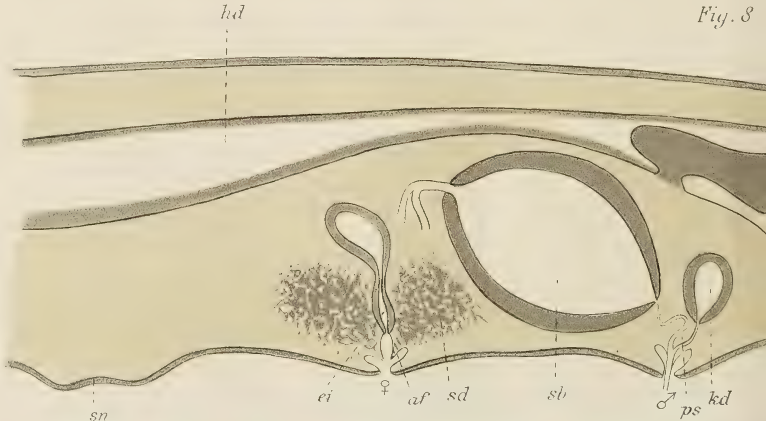
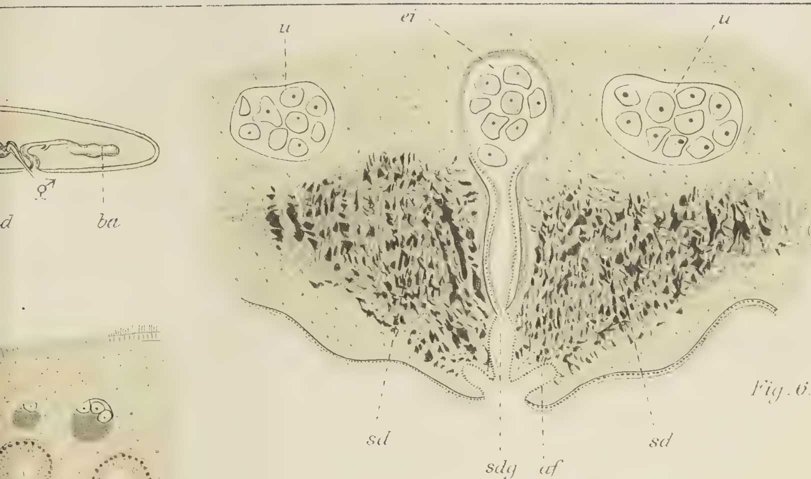


Fig. 8

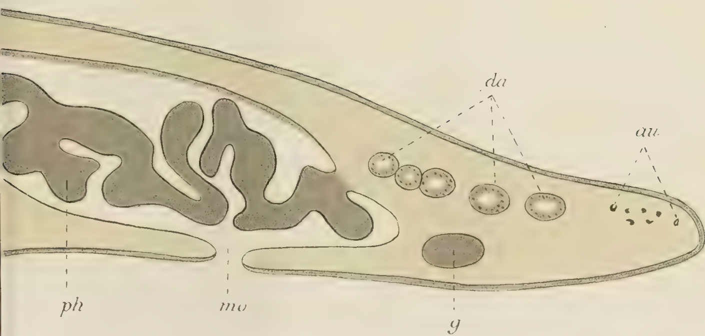


Plehn del.

Verlag von Gusta

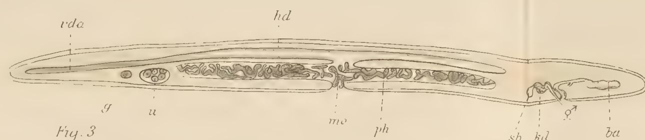






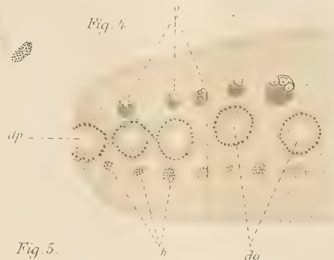
scher in Jena.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



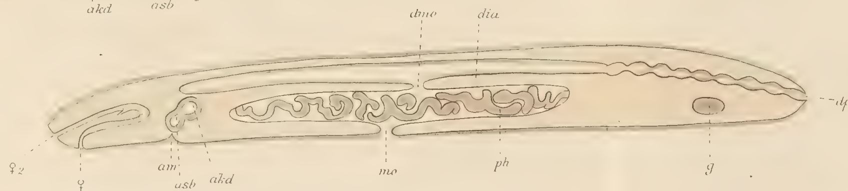


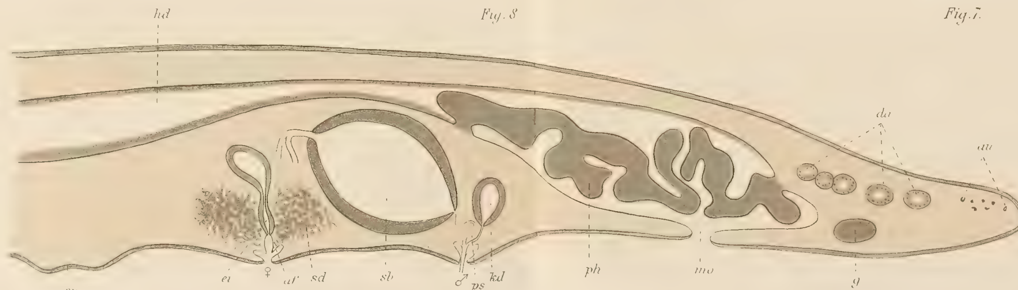




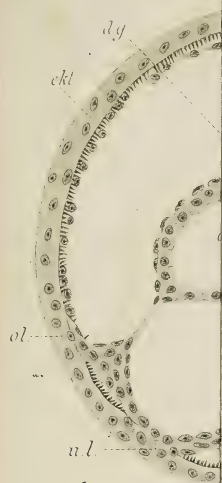








Plehn del.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



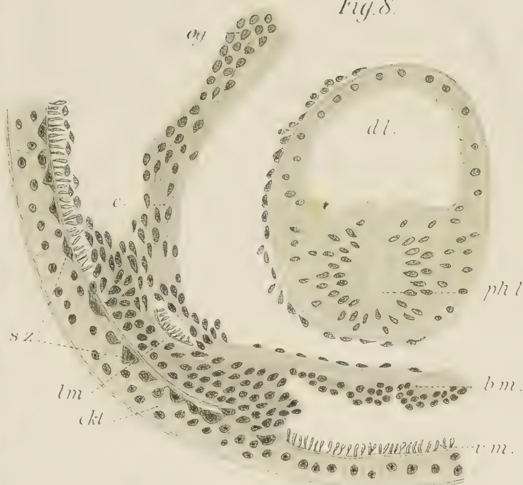




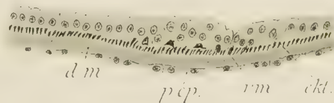




Fig. 9.

ee.

Fig. 10.





v. Gustav Fischer, Jena.

Fig. 24. ph.

Fig. 26. ph.l.

Fi b k ph.l. dp. ke.

Fig. 36. c lm ph.l ph.l. hm.

Fig. 16. ph.l. ekt.

Fig. 37. o.g. c e.c.

Fig. 34. d ph.l. mu.

Fig. 38. og. c lm. h.m. e.c.

ph.l.



Gustav Fischer.

Fig. 39

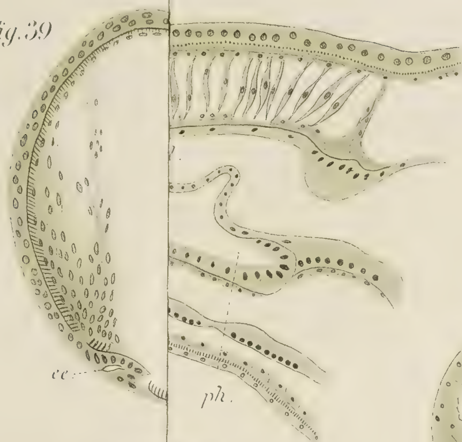


Fig. 57.

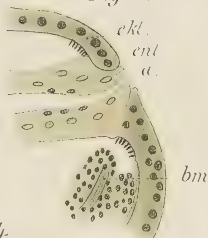


Fig. 54.

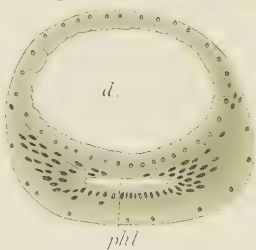


Fig. 47.

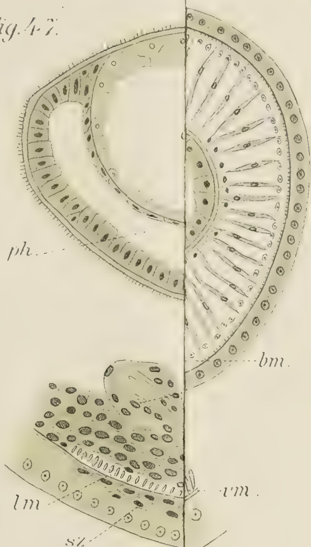


Fig. 51.

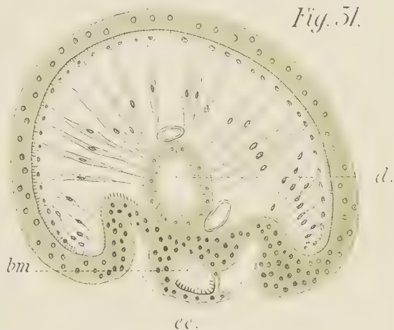


Fig. 52.

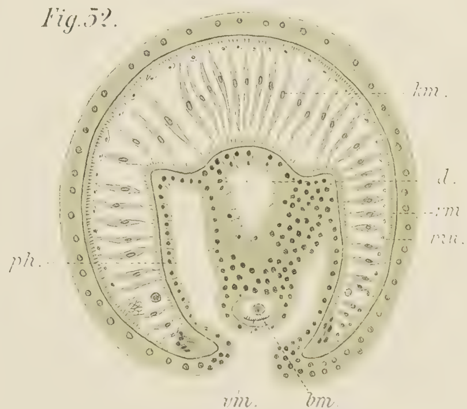
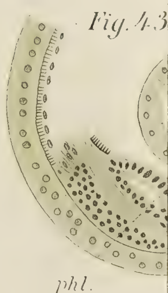
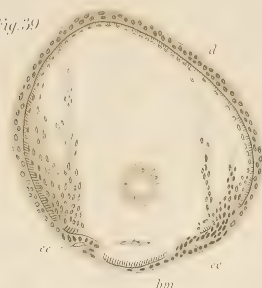


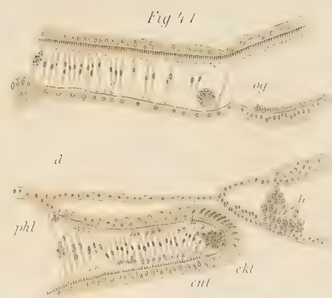
Fig. 43

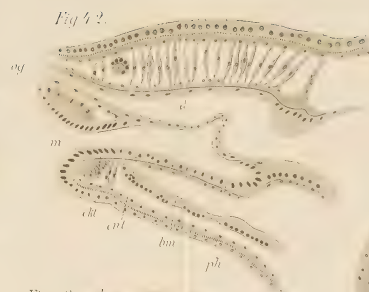


v. Bock gez. Lith. Anst. v. P. Weis

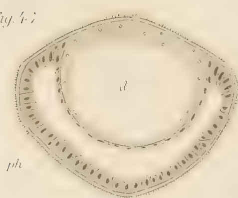






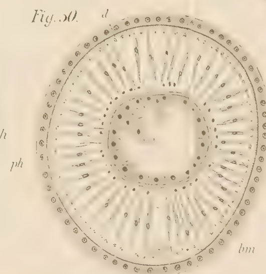


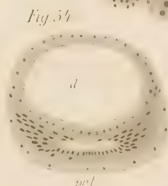


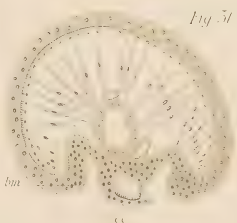


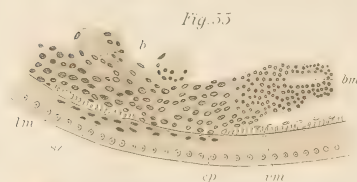


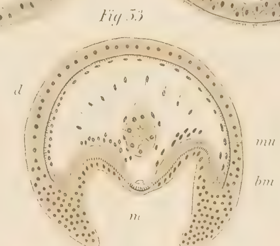




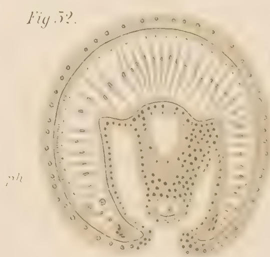


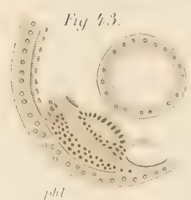


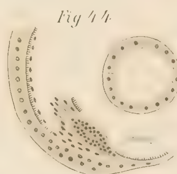


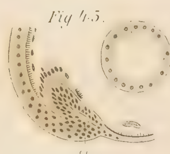


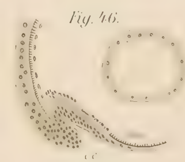








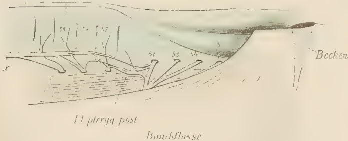




Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

2. Raja clarata

Schwanzwirbelsäule



1. Ceratodus

Bruchmittellinie

Schultergürtel

Musc. obliquus internus

Musc. coraco cleido-hyoideus

Musc. diaphragmaticus pericardii

Schultergürtel

Plex. pteryg. ant.

Pl. pt. post

Wirbelsäule

1 Rippe

A. subclavia

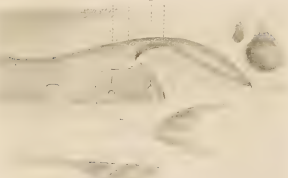
Braus gez.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena

Id
Ceratodus
10 (+11?)
8
9
Hautäste
R. pteryg.
Schultergürtel
Wirbelsaüle
A cranio-vert.
Kiemenkorb
Cranio vert. Gelenk
gürtel
Bauchflosse
Umschlagsstelle des Peritoneums
32
erster ventraler Strahl der Schwanzflosse

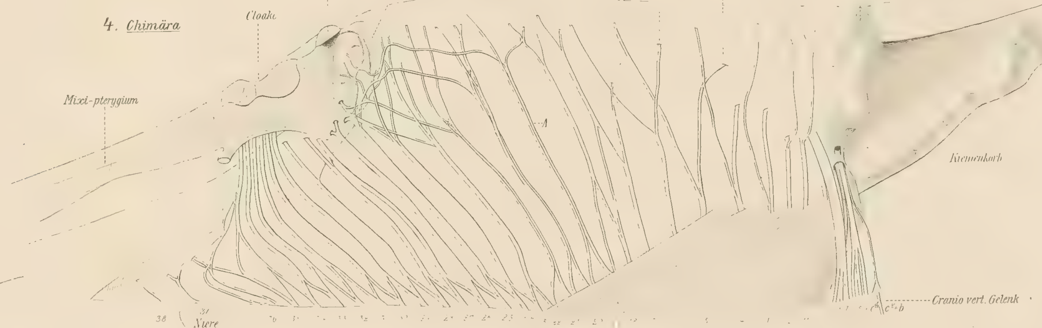
5. Acanthias





3. Chimära

X
y
X
Wirbelsaüle
A cranio-vert.
Schädel
Schultergürtel



Brustflosse

Schultergürtel

Kiemenkorb

Beckengürtel

Bauchflosse

Umschlagsstelle des Peritoneums

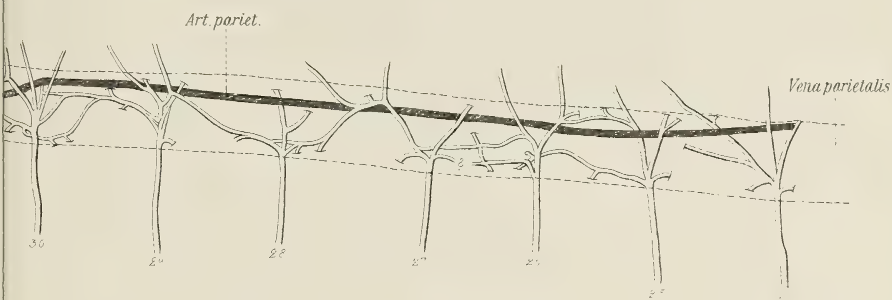
erste Rippe

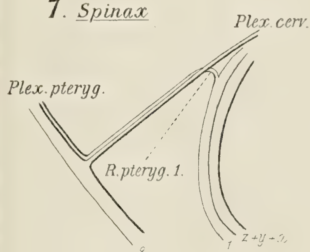
1. Ceratodus

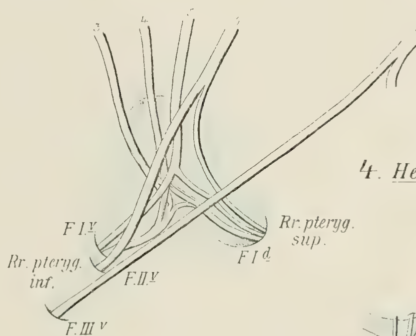
Darm

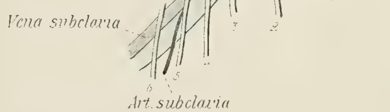
lezte Rippe (29.)

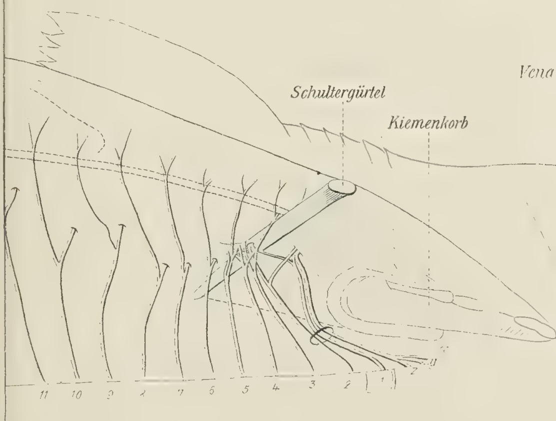
erster ventraler Strahl der Schwanzflosse

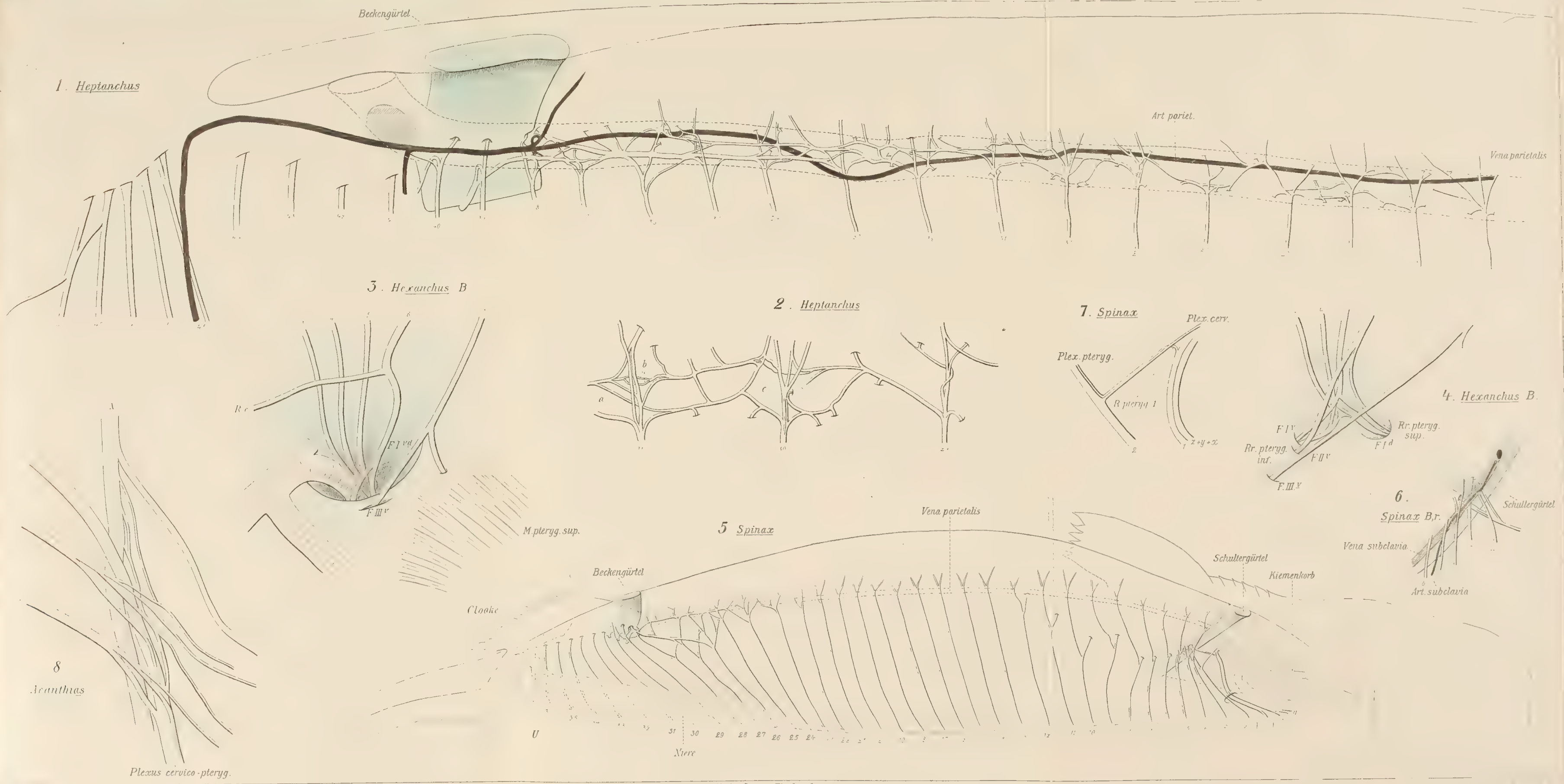

Art. pariet.
Vena parietalis
30
28

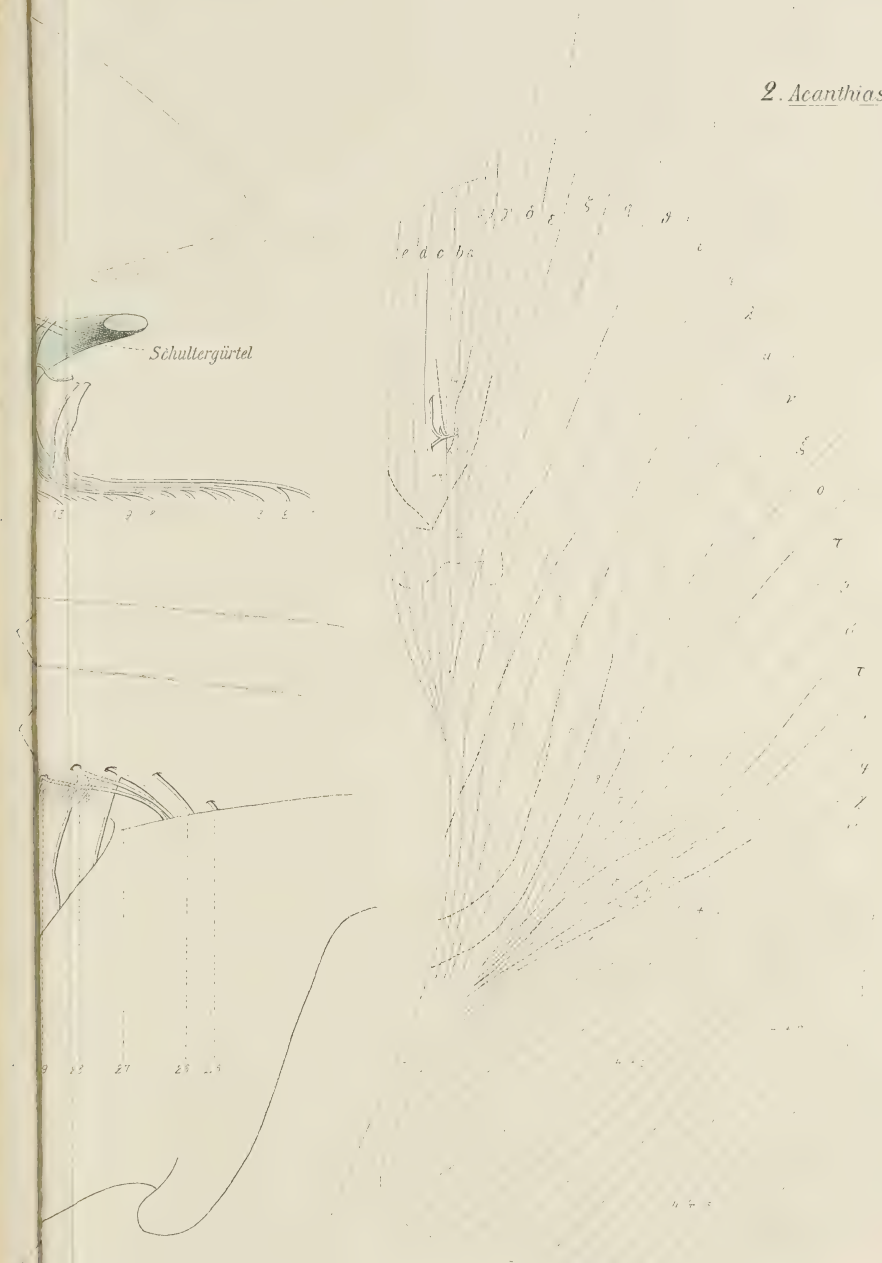

7. Spinax
Plex. cerv.
Plex. pteryg.
R. pteryg. 1.
2
1


4. Hexanchus B.
Rr. pteryg. sup.
F I d
F I v
Rr. pteryg. inf.
F II v
F III v


6.
Spinax B.r.
Schultergürtel
Vena subclavia
Art. subclavia
1
2
5
6


Schultergürtel
Kiemenkorb
11
10
7
6
5
4
3
2
1

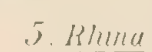

1. Heptanchus
Beckengürtel
Art pariet.
Vena parietalis
3. Hexanchus B
R c
F I vd
F III v
M. pteryg. sup.
2. Heptanchus
a
b
c
7. Spinax
Plex. cerv.
Plex. pteryg.
R. pteryg. 1
4. Hexanchus B.
F I v
Rr. pteryg. inf.
F II v
F I d
Rr. pteryg. sup.
F III v
8
Acanthias
Plexus cervico-pteryg.
5 Spinax
Vena parietalis
Beckengürtel
Cloake
Schultergürtel
Kiemenkorb
U
31
30
29
28
27
26
25
24
Niere
6.
Spinax B, r.
Schultergürtel
Vena subclavia
Art. subclavia



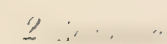
Lith. Anst v. A. Giltsch, Jena.

1. Acanthias

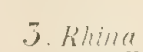
4. Rhina



5. Rhina



2



3. Rhina

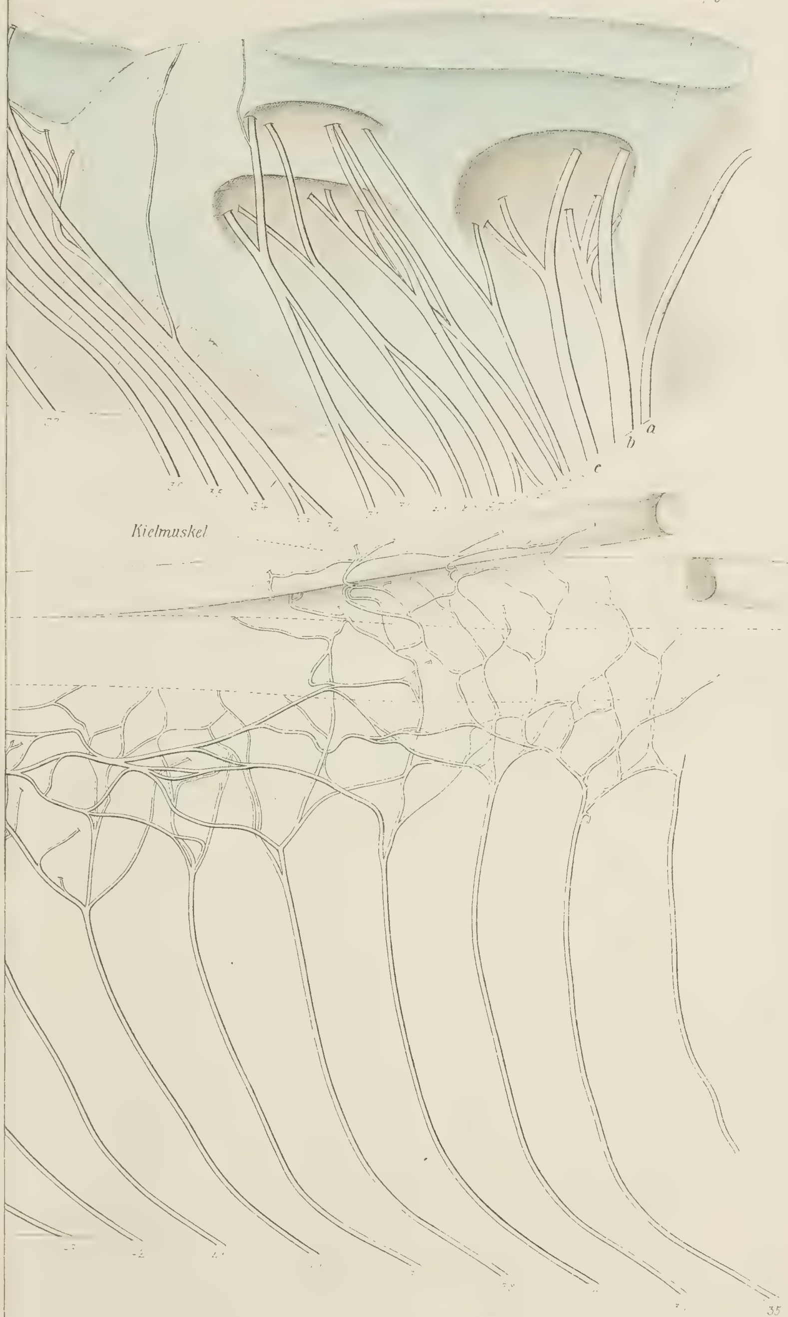


6. Rhina



7. Centrina

Verl. v Gustav Fischer, Jena.



Braus
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

2. Chlamydoselachus

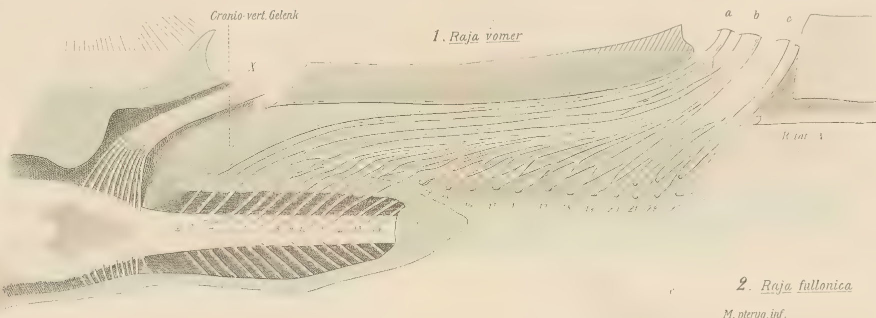
Kielfalten
Kielfurche
Beckenflosse
Peritoneum
Vena parietalis

3. Raja vomer

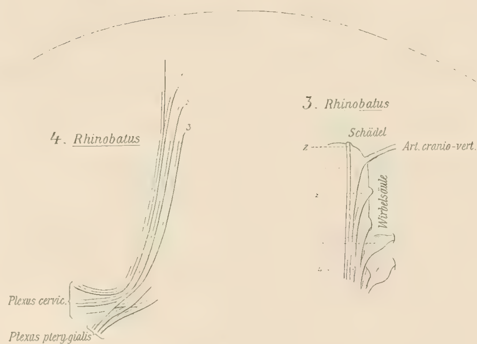
Brustflosse
Schultergürtel
m. pterygg. inf.
Beckengürtel
Kielmuskel

1. Chlamydoselachus

Vena parietalis
Cloake

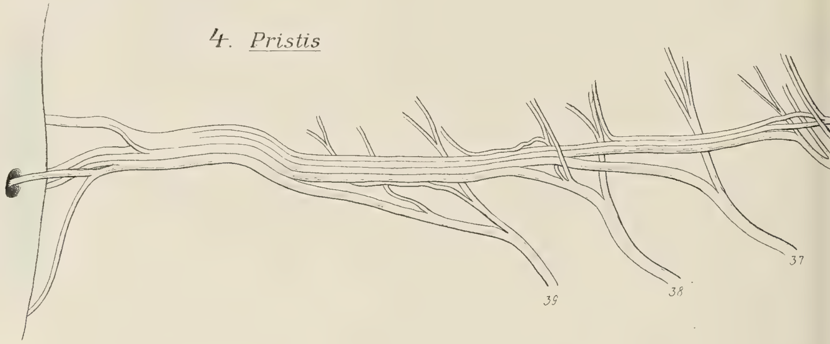


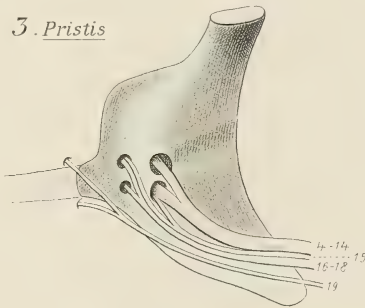


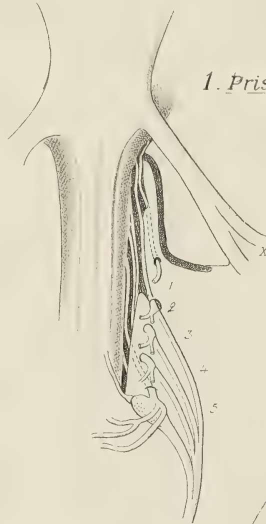


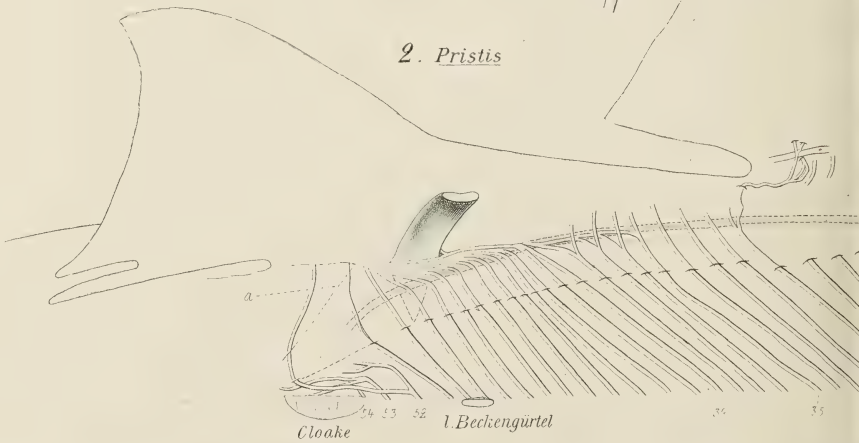


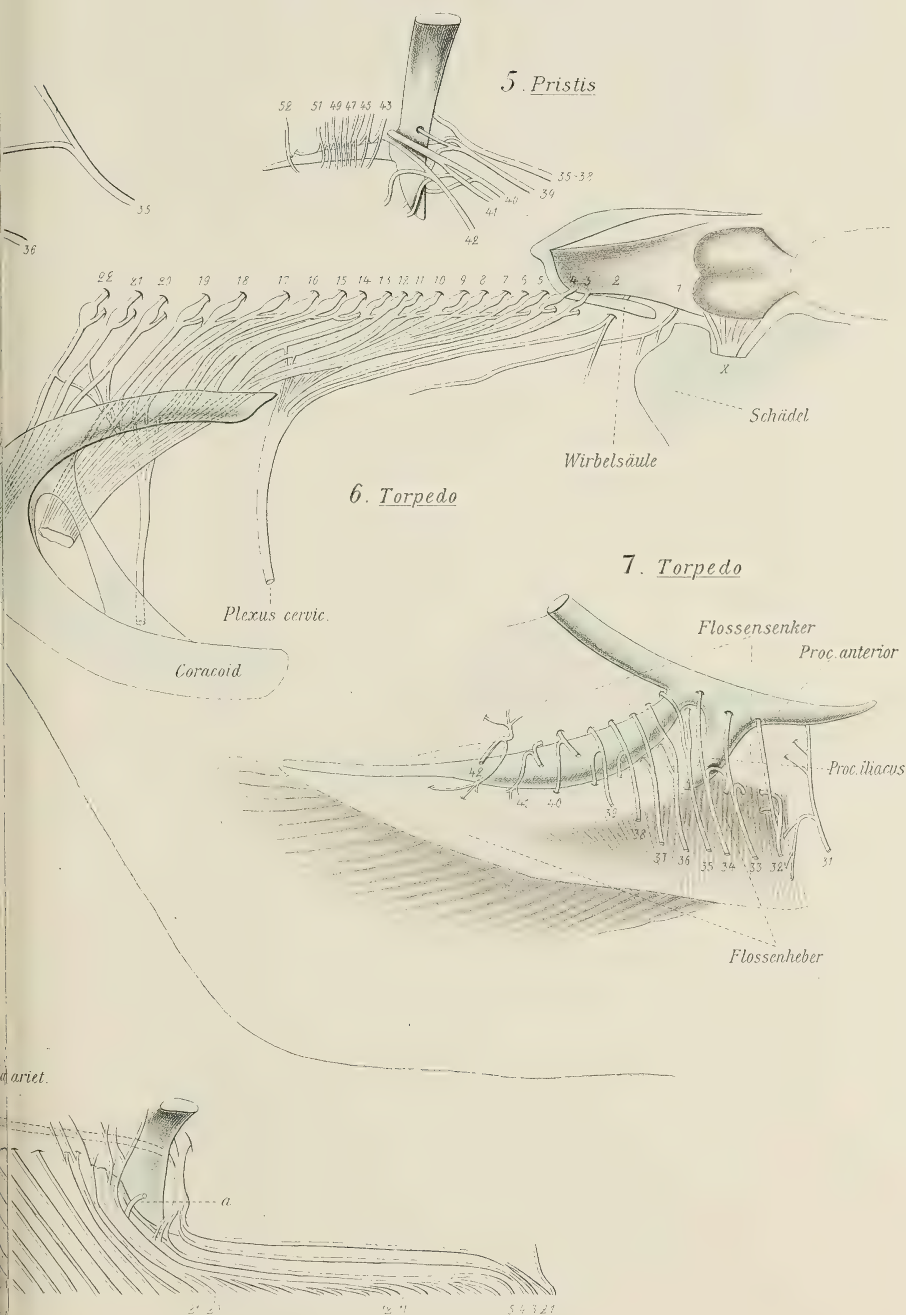
Braus gez. Verl. v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.


4. Pristis
39
38
37

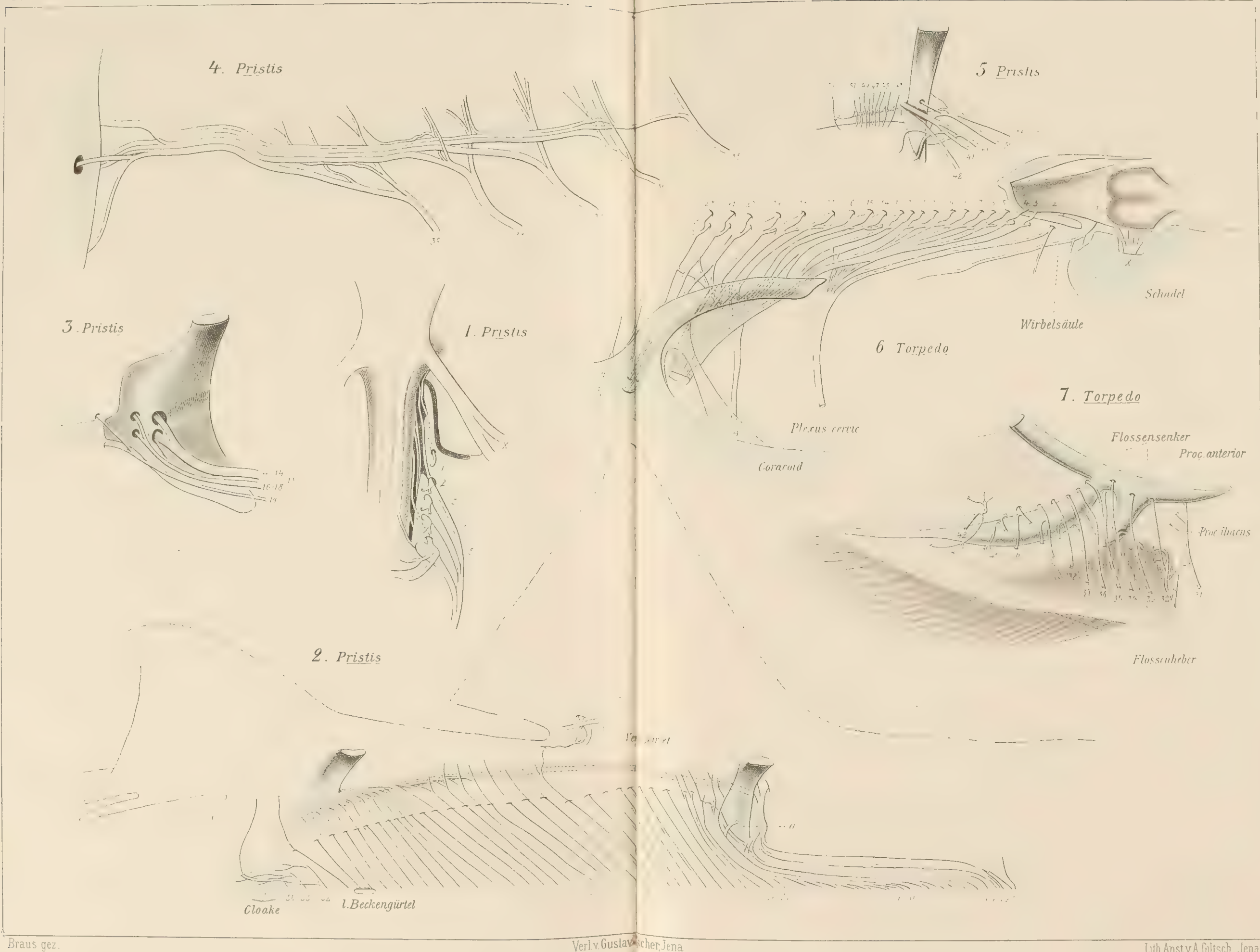

3. Pristis
4-14
15
16-18
19

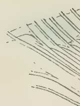

1. Pristis
X
1
2
3
4
5

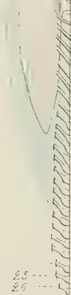

2. Pristis
a
54
53
52
Cloake
l. Beckengürtel



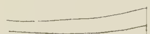
er, Jena
Lith Anst v. A. Giltsch, Jena.


4. Pristis
5 Pristis
3. Pristis
1. Pristis
Schädel
Wirbelsäule
6 Torpedo
7. Torpedo
Plexus cervic
Coracoid
Flossensenker
Proc. anterior
Proc. iliacus
Flossenheber
2. Pristis
Cloake
l. Beckengürtel

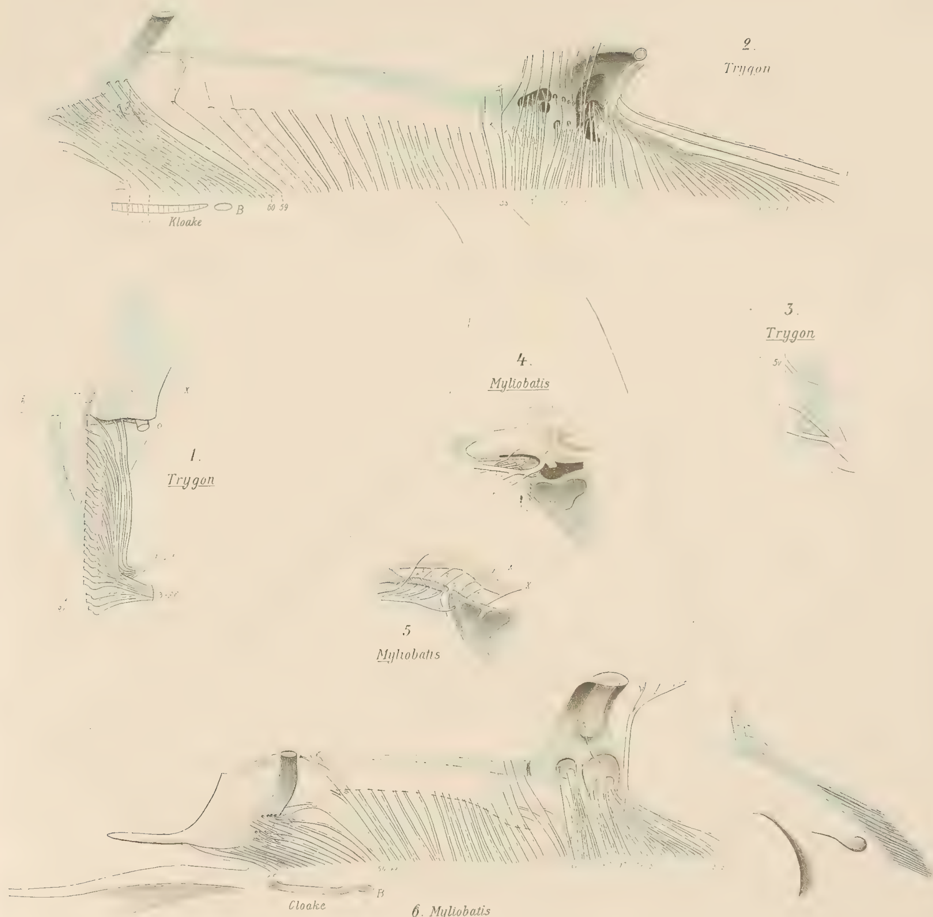








Braus gez.


2.
Trygon
Kloake
B
60 59
3.
Trygon
4.
Myliobatis
1.
Trygon
5.
Myliobatis
Cloake
B
6. Myliobatis

Erklärung der Tafel XVII.

Tafel XVII.

Tabelle der Spinalnerven des Kopfes (spino-occipitale Nerven), des Rumpfes und des vordersten Teiles des Schwanzes (soweit die Nerven der letzteren Region Aeste zur Flosse abgeben) bei den untersuchten Fischen (vergl. Text S. 375—377).

Die an den Seiten und im Inneren der Tafel angebrachten 4 Maßstäbe bezeichnen mit den entsprechenden Buchstaben und Ziffern die vermerkten Spinalnerven.

Die Grenzen zwischen Kopf, Rumpf und Schwanz sind durch wagerechte, gestrichelte Linien wiedergegeben.

0 bezeichnet solche Nerven, welche keine motorischen Aeste zu den Extremitäten entsenden.

• bezeichnet einen Ramus pterygialis. Im allgemeinen besitzt jeder metamere Nerv deren zwei, welche nebeneinander notiert sind. Der Punkt auf der linken Seite bezeichnet den Ramus pteryg. superior, der Punkt auf der rechten Seite den Ramus pteryg. inferior. Die verschiedene Größe der Punkte deutet die verschiedene relative Dicke der Nervenäste an. Die von einer weißen wagerechten Linie unterbrochenen Punkte bei Chimaera geben an, daß die betr. Nerven in eigenartiger Weise in zwei hintereinander liegende Komponenten zerlegt sind (Taf. X, Fig. 4).

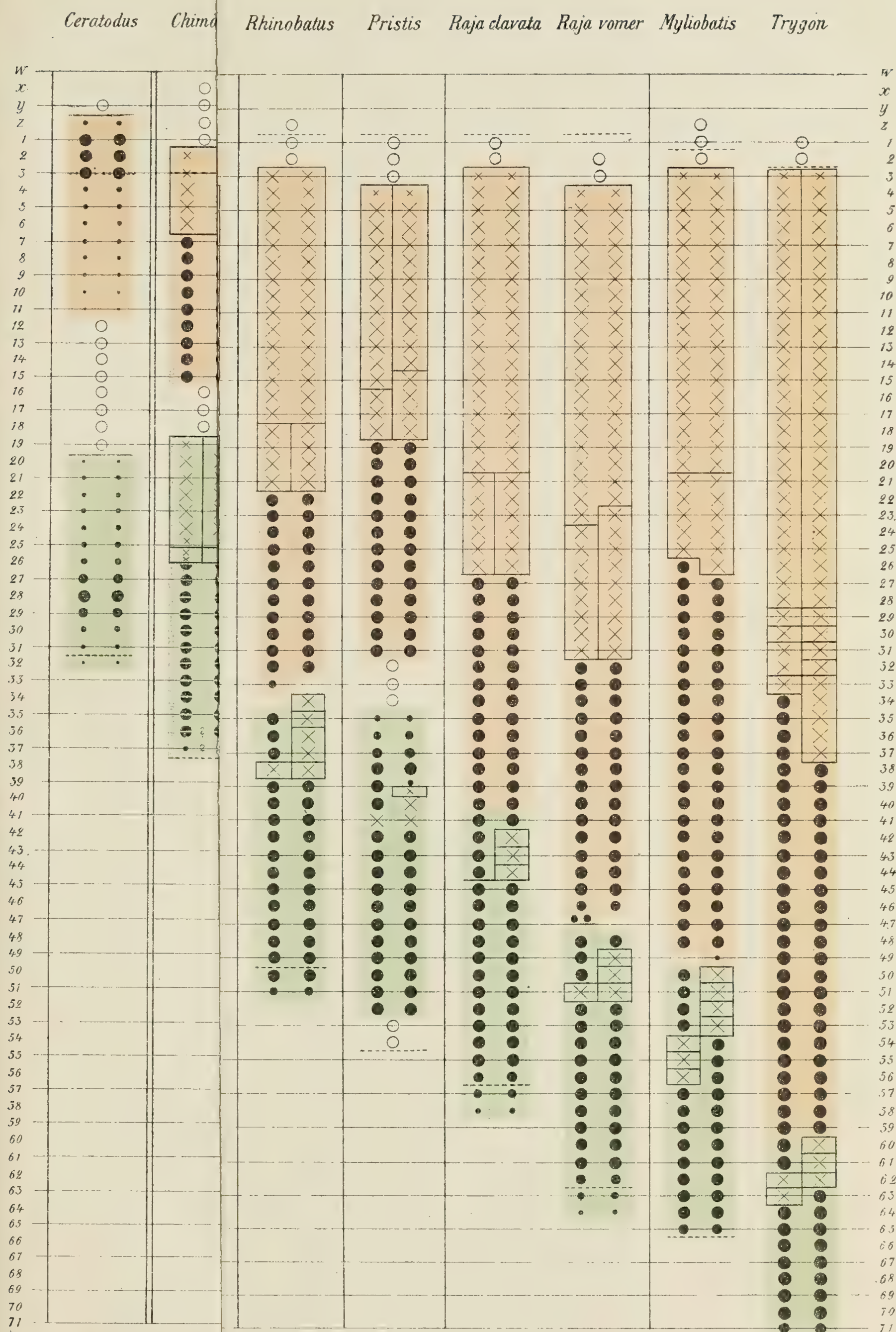
╳ bezeichnet die diazonalen Rami pterygiales. Jede Klammer umgiebt die, entweder einzeln oder zu mehreren, durch einen Knorpelkanal verlaufenden Nervenäste.

╳ ohne Klammer bezeichnet solche Nervenäste, welche in einer offenen Rinne des Extremitätengürtels liegen.

Auch bei den liegenden Kreuzen deutet die verschiedene Größe die verschiedene relative Dicke der Nervenäste an.

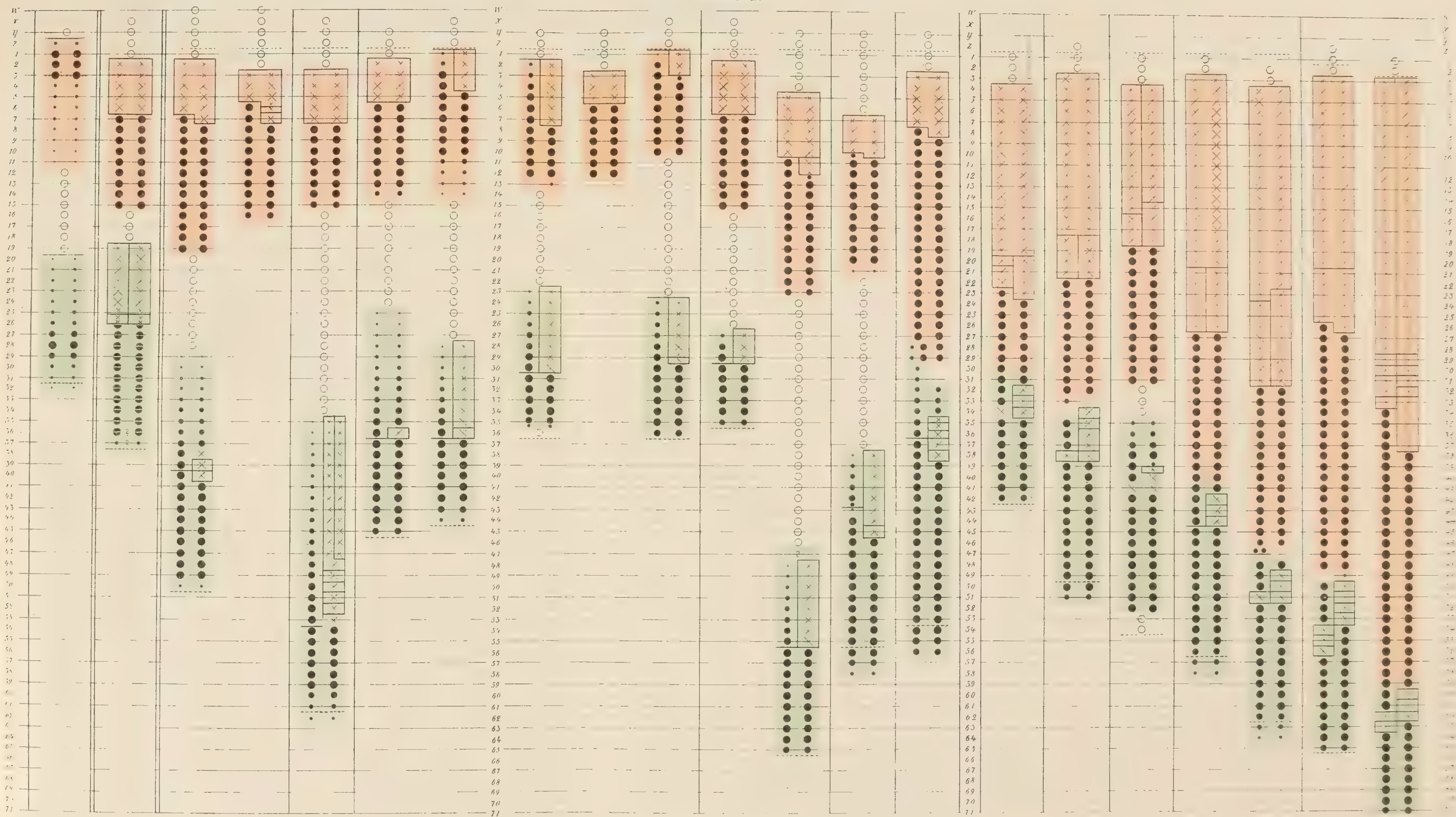
Roter Ueberdruck bezeichnet das Innervationsgebiet der vorderen Extremität.

Blauer Ueberdruck bezeichnet das Innervationsgebiet der hinteren Extremität.



Braus gez.

Lith. Anst.v.A.Giltsch, Jena.



Verl. v. Gustav Fischer, Jena.



Fig. 1.

Fig. 2.

Verlag von Gustav

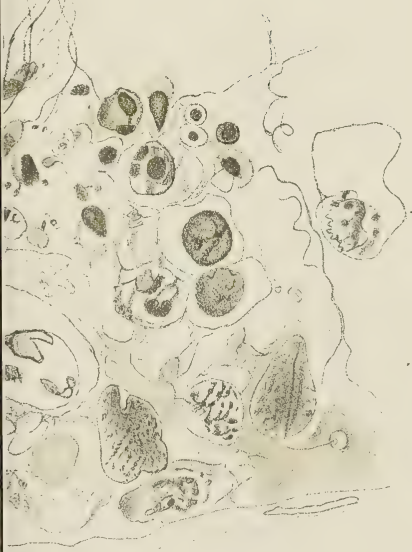
ig. 5.

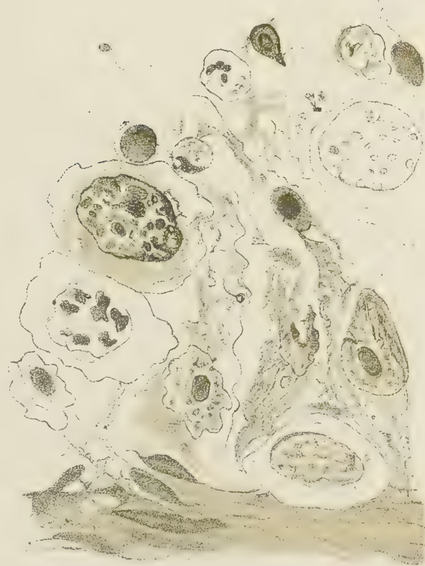


Fig. 4.



Fig. 3.





[...]cher in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.



Fig. 1.

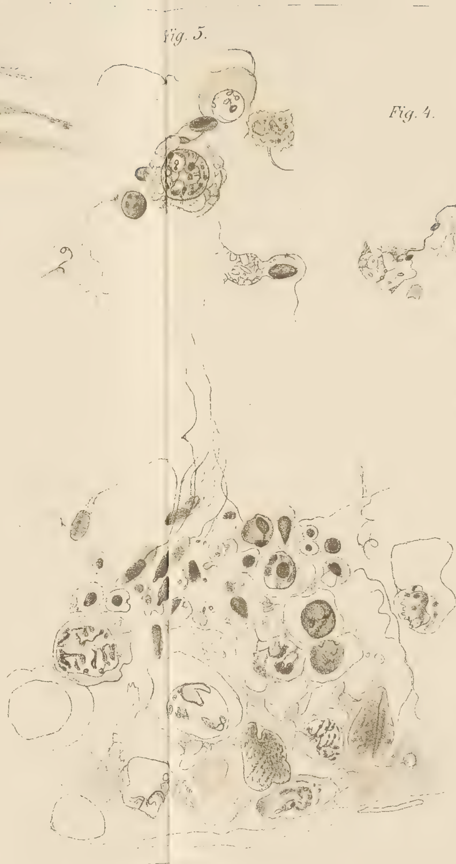


Fig. 2.

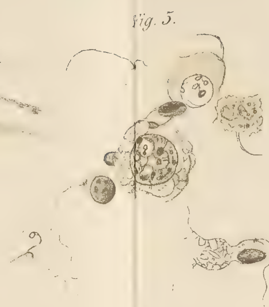


Fig. 5.

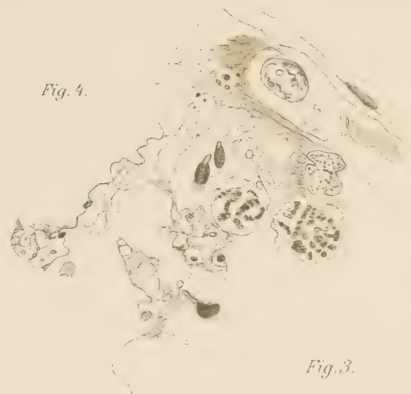


Fig. 4.

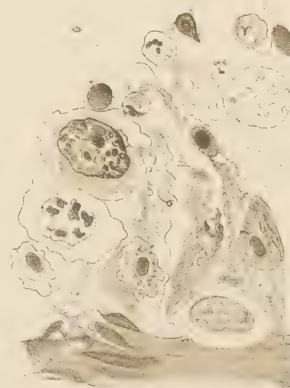


Fig. 3.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Fig. 1.





Fig. 4.





Fig.

Karl v. Bardeleben gez.

Verlag von Gustav



Fig. 3.



Fig. 5.

her in Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

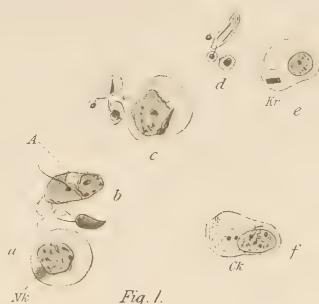


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

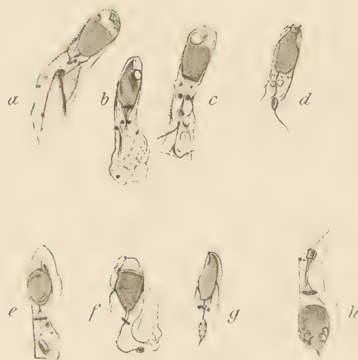


Fig. 4.



Fig. 5.

Karl v. Bardeleben gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena


a
b
c
d
e
f
g
Fig. 1.
h
i
k
l
m
n
a
b
c
f
b
c
a
d



cher in Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.



Karl v. Bardeleben gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

Ep
d
Rm
Lm
Lm-
Ds
Ph
x
Dp
Ng
Dp
rEp
x
Bm
BmH
v

Fig. 1.



Fig. 2.

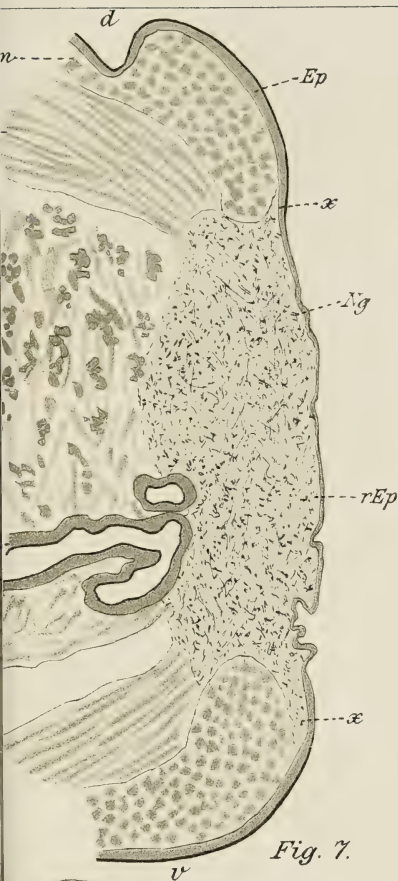


Fig. 7.

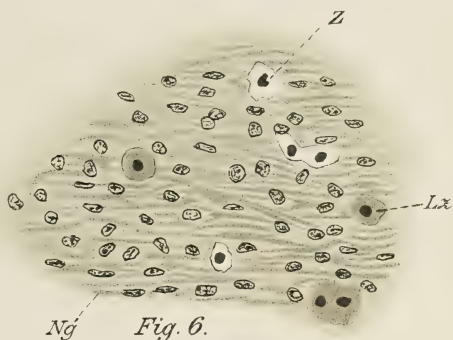


Fig. 6.

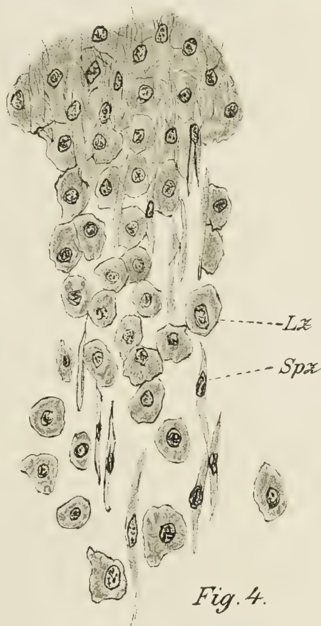


Fig. 4.


Fig. 3.

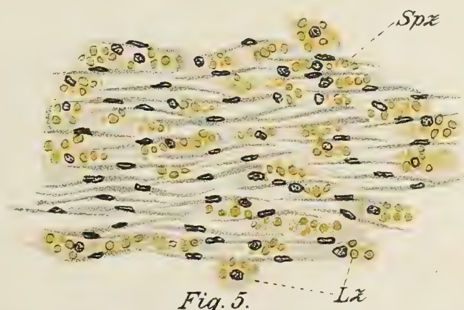


Fig. 5.

her in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.



Fig. 1. Fig. 7. Fig. 6. Fig. 4. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 5.

Hescheler gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

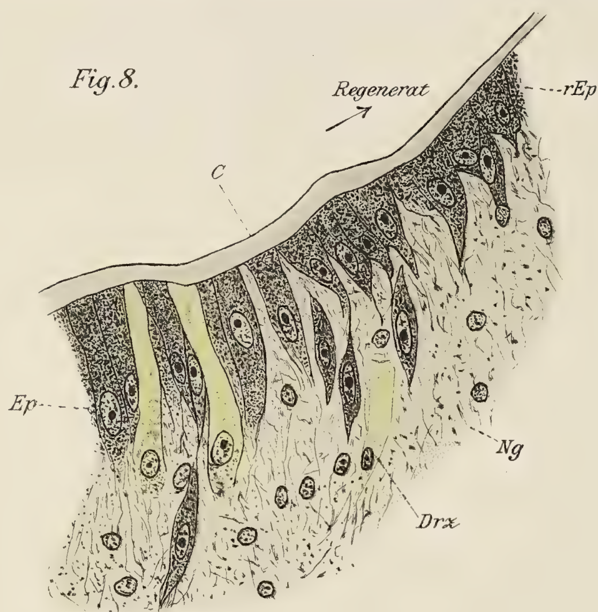
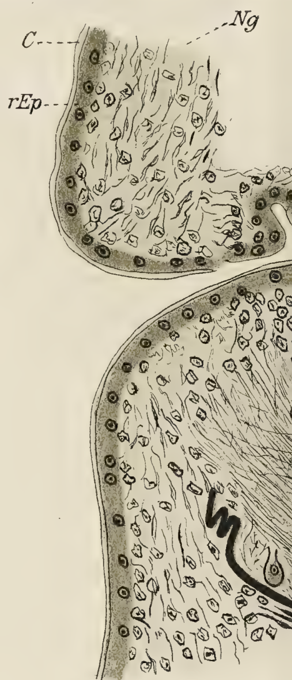
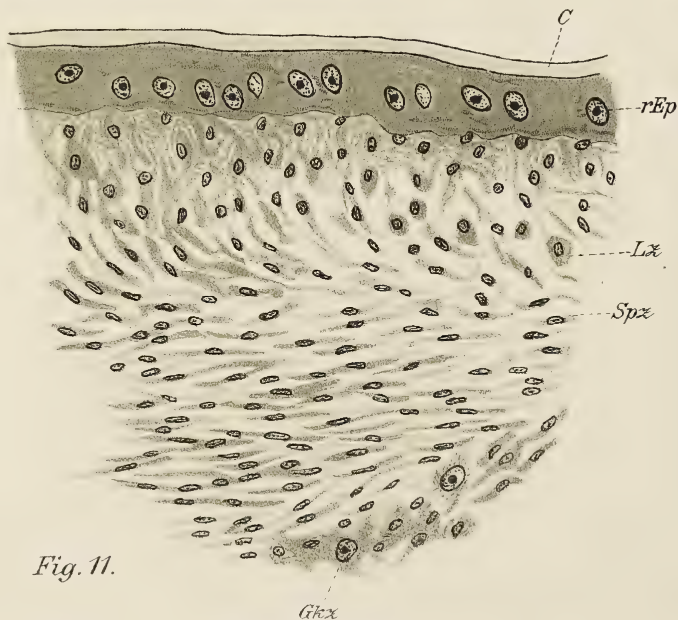


Fig. 8.
Regenerat
rEp
C
Ep
Ng
Drz



C
Ng
rEp



C
rEp
Lz
Spz
Fig. 11.
Gkz



Fig. 9.

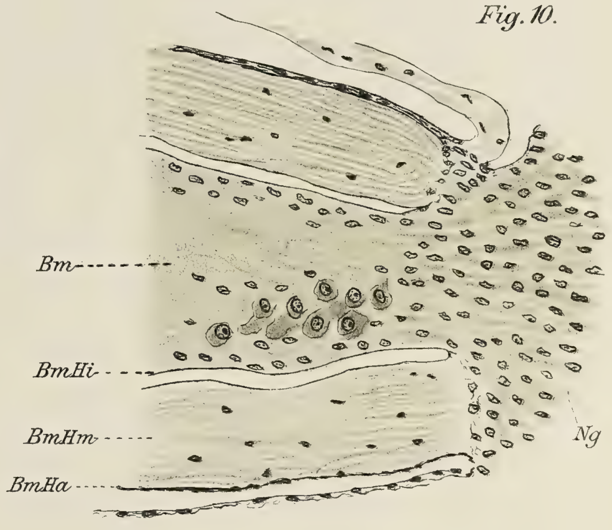
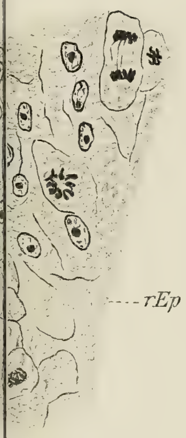


Fig. 10.



13.

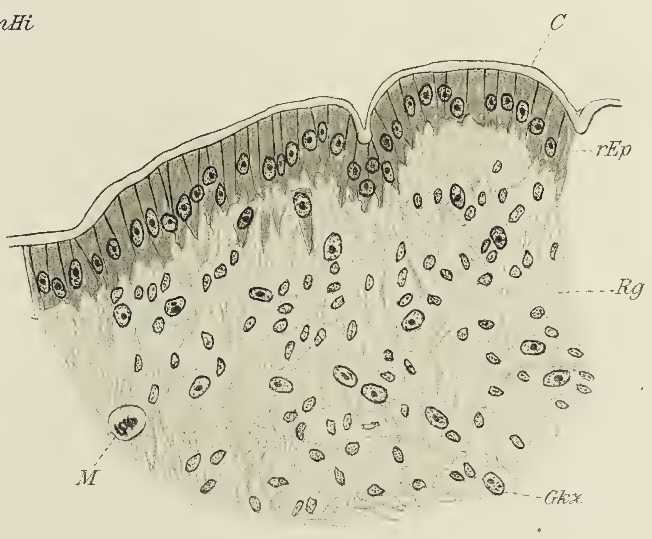
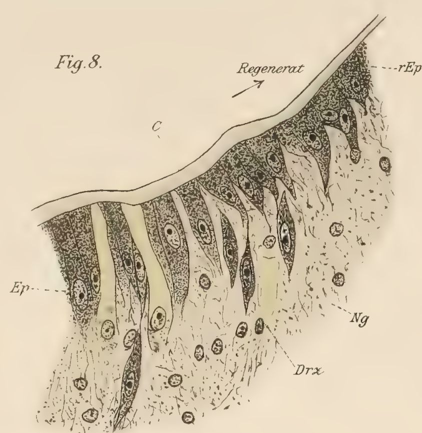
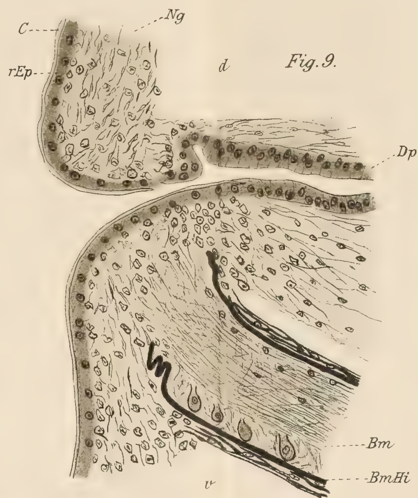
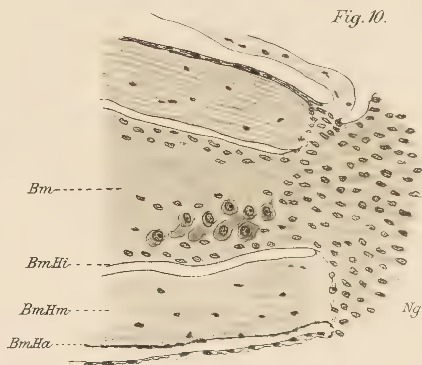


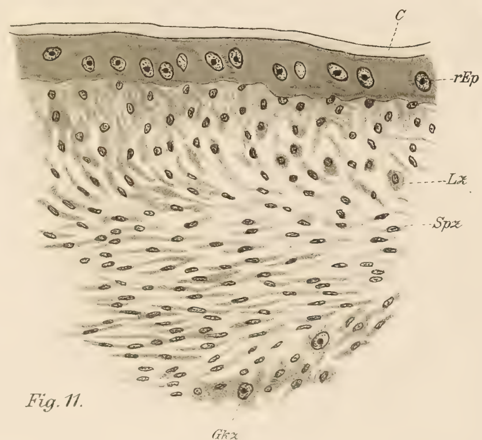
Fig. 12.

cher in Jena

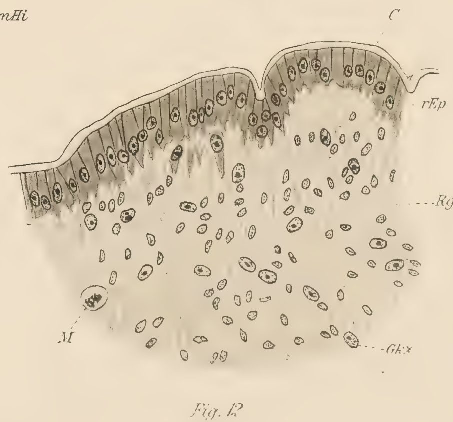












Hescheler gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena

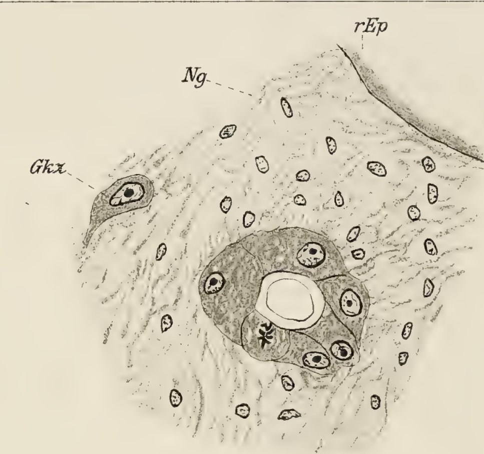
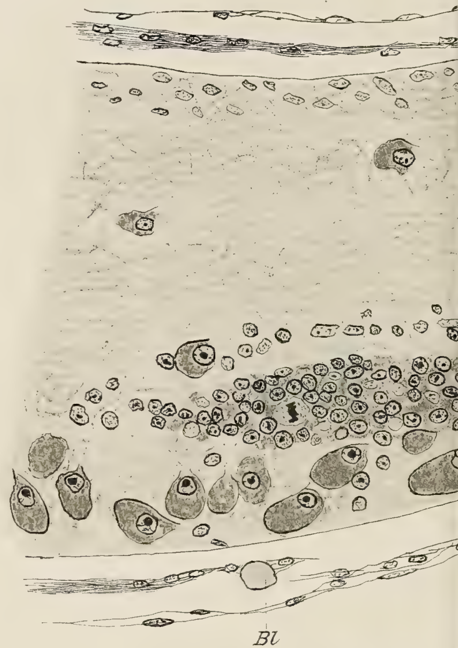


Fig. 14.



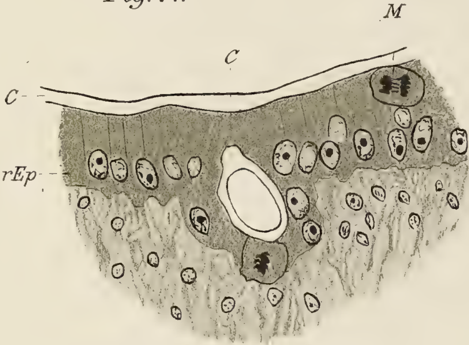


Fig. 15.

Fig. 17.

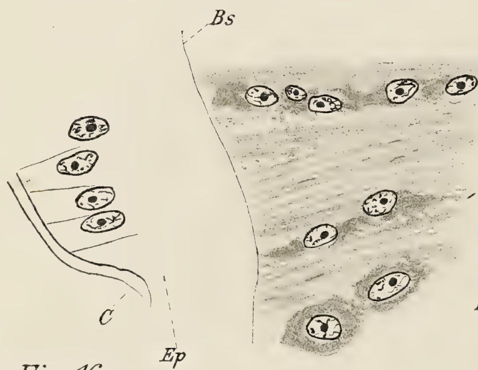
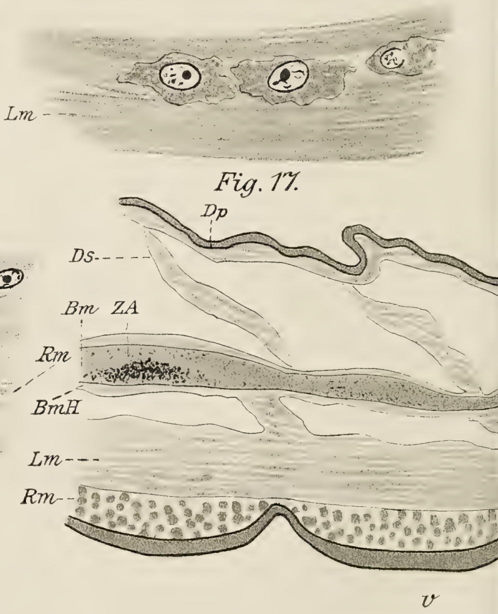


Fig. 16.





:her in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.



Hescheler gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

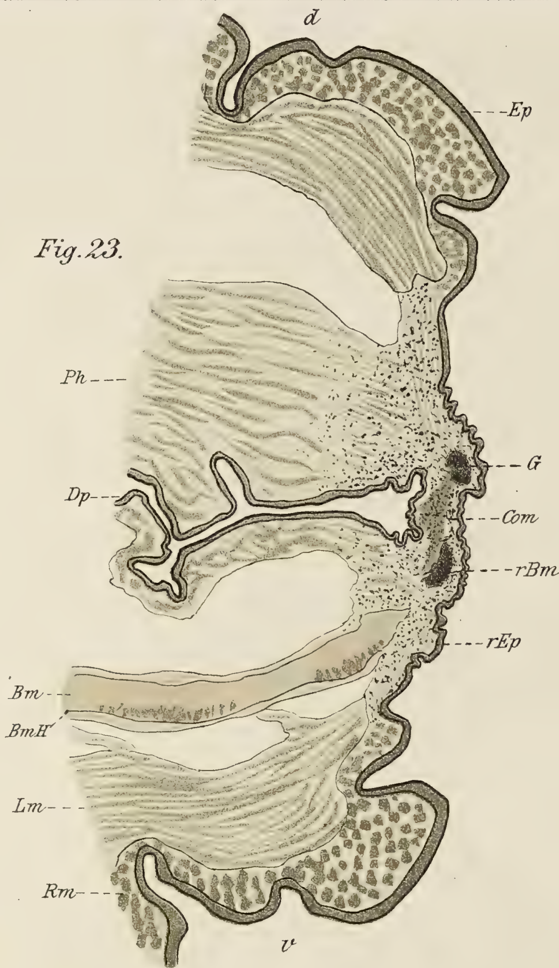


Fig. 23.

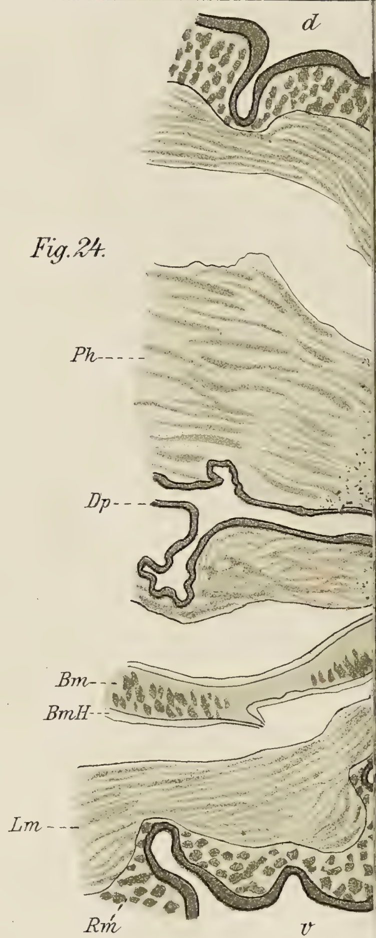


Fig. 24.

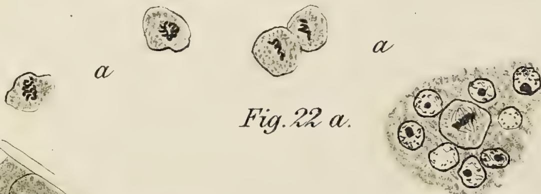


Fig. 22 a.


Fig. 22 b.

Hescheler gez.

Verlag von Gustav

Ep

rEp

G

Rg

Fig. 25.

C

rEp

Rg

M

rBm

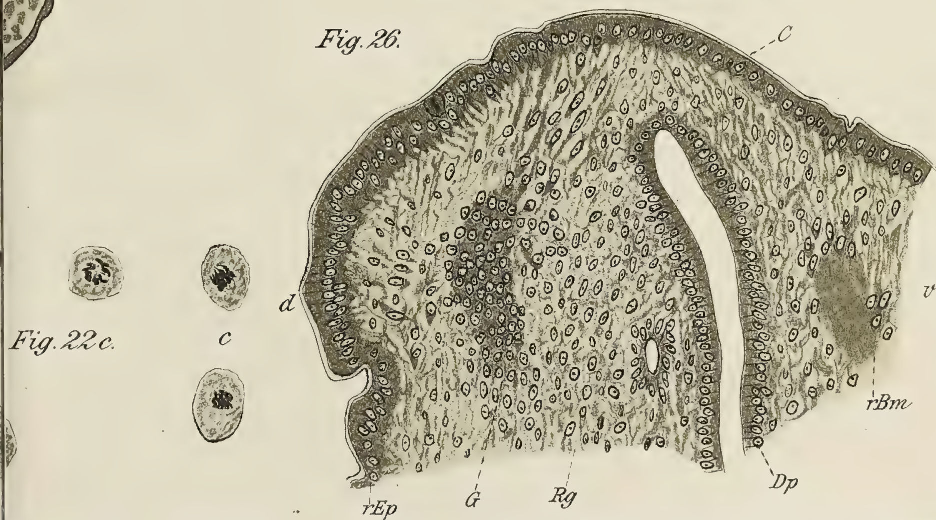


Fig. 26.

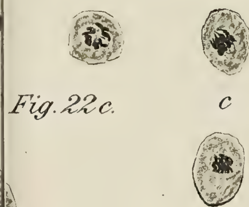


Fig. 22 c.

cher in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.

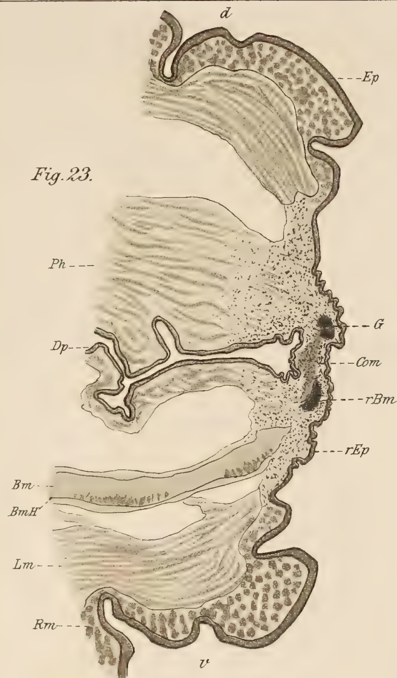


Fig. 23.

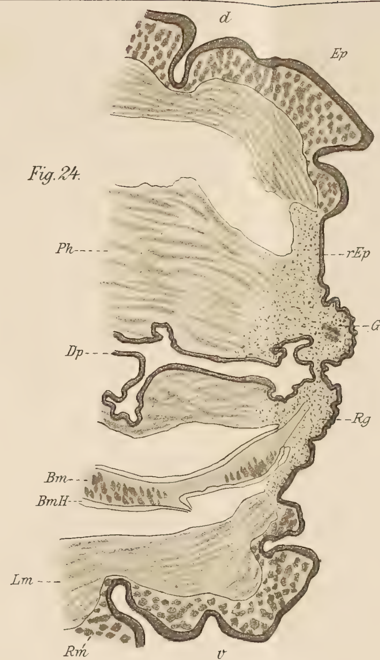


Fig. 24.

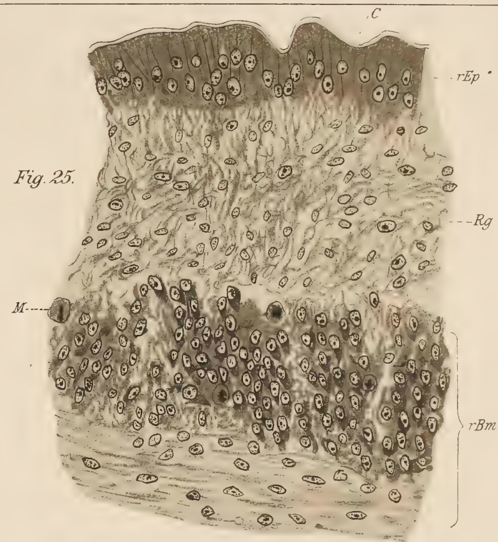


Fig. 25.

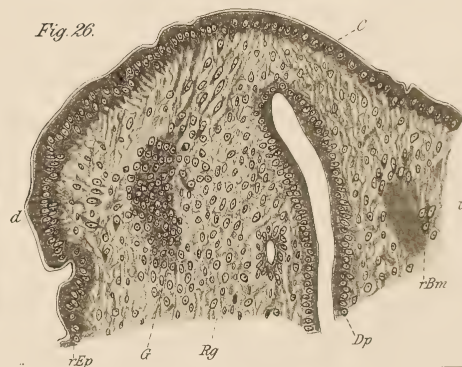


Fig. 26.



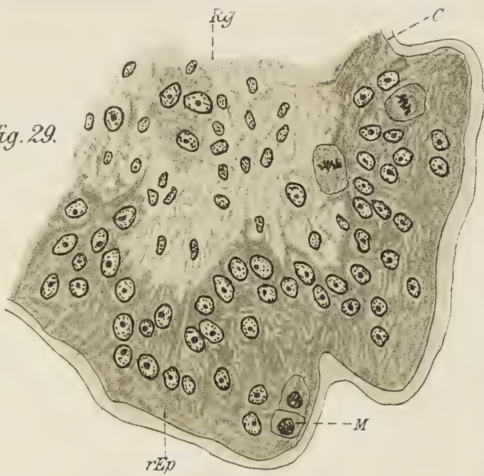
Fig. 22 a.



Fig. 22 b.



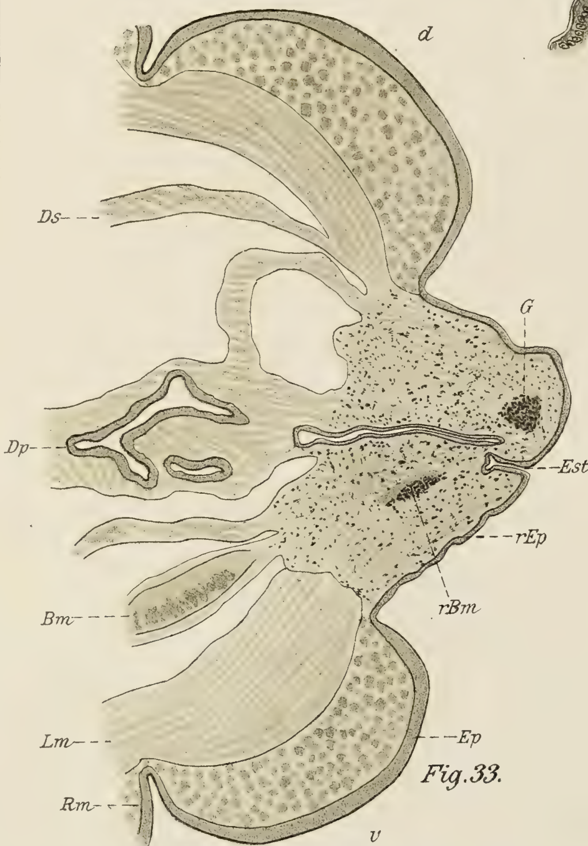
Fig. 22 c.



Rg
C
Fig. 29.
M
rEp

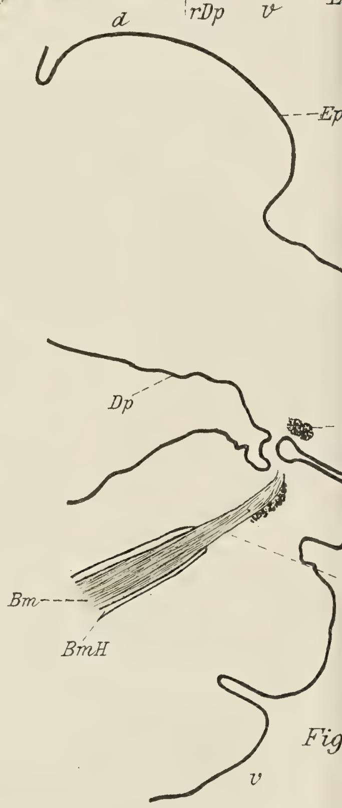


d
C
G
rDp
v
d

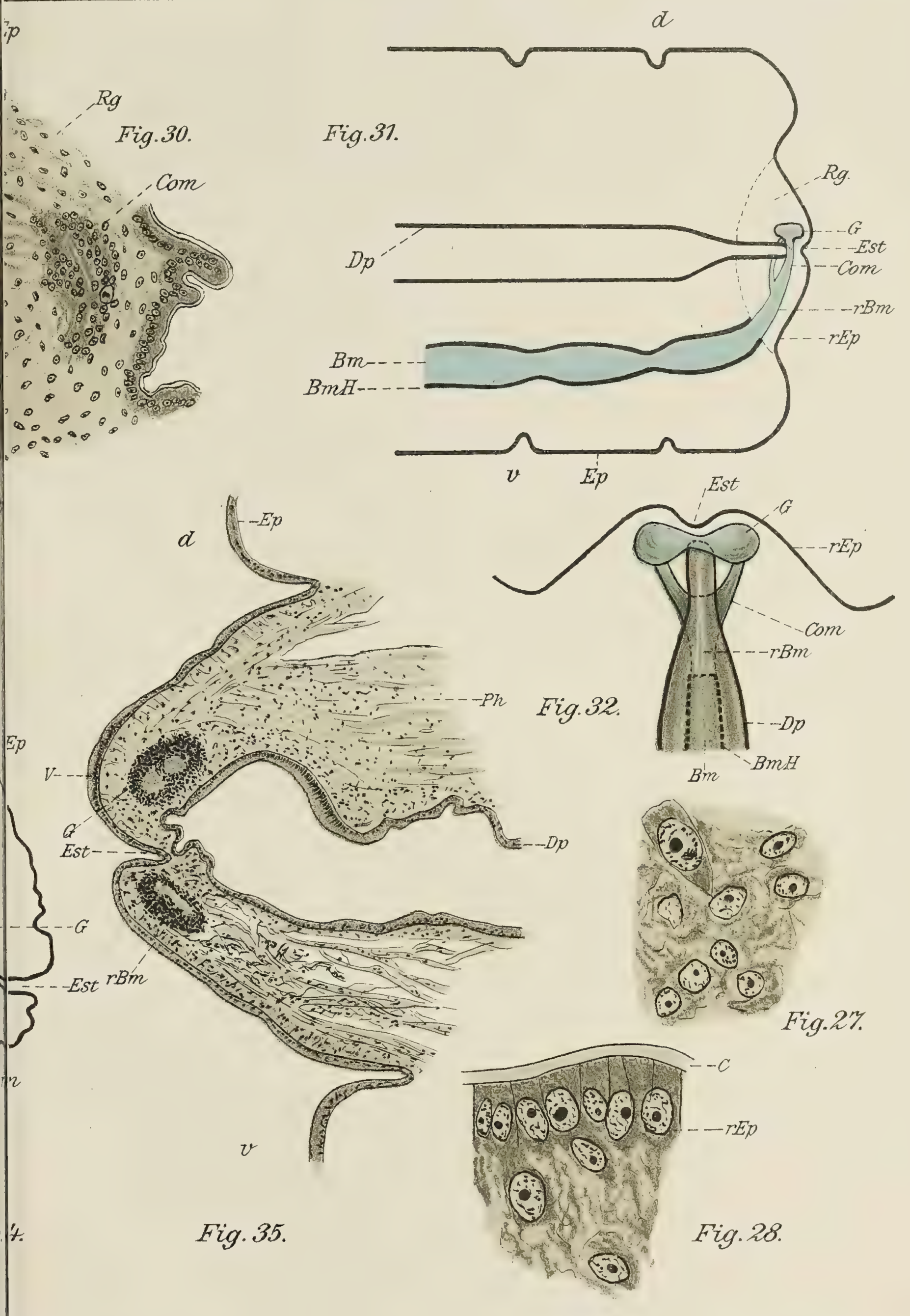


d
Ds
G
Dp
Est
rEp
rBm
Bm
Lm
Ep
Rm
v

Fig. 33.



Ep
Dp
Bm
BmH
v



…scher in Jena.
Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.

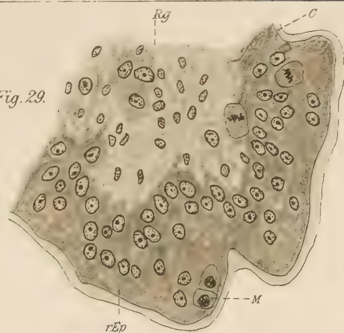


Fig. 29.

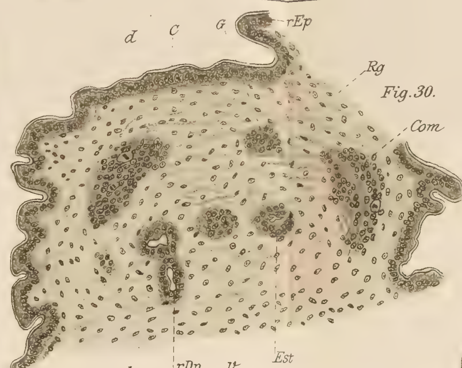


Fig. 30.

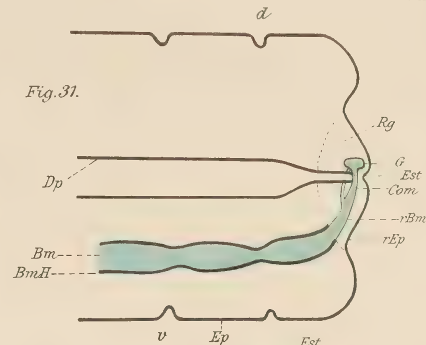


Fig. 31.

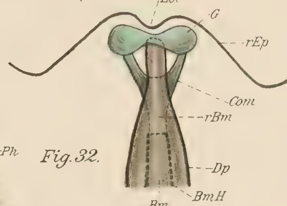
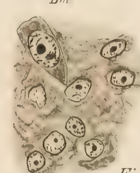


Fig. 32.


Fig. 27.

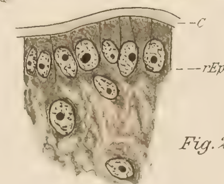


Fig. 28.

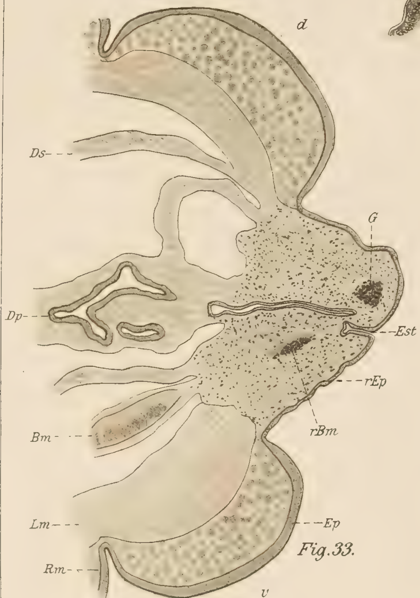


Fig. 33.



Fig. 34.



Fig. 35.

d
C
Est
v
Rg
rDp
rEp

Fig. 36.

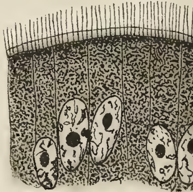
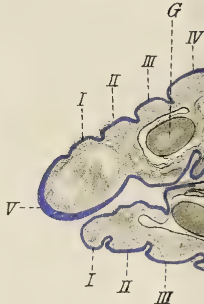


Fig. 39.



Ep
d
G
Dp
rEp
Bm
BmH
v

Fig. 37.

rEp
G
Dp
Bm
BmH
rBm
Ep

Fig. 38.



Hescheler gez.
Verlag von Gustav

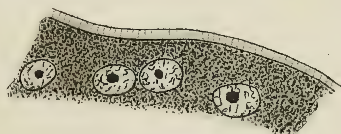


Fig. 40.

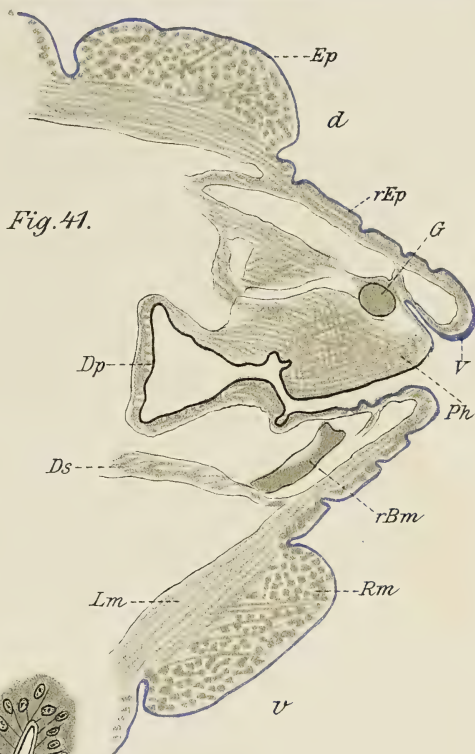


Fig. 41.

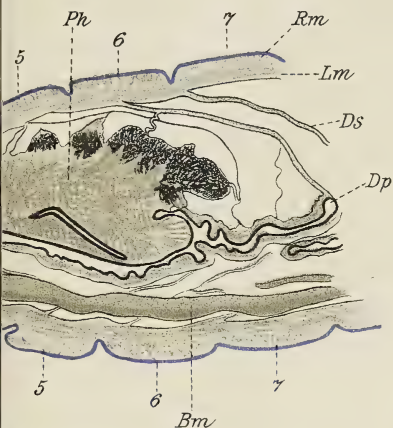


Fig. 42.

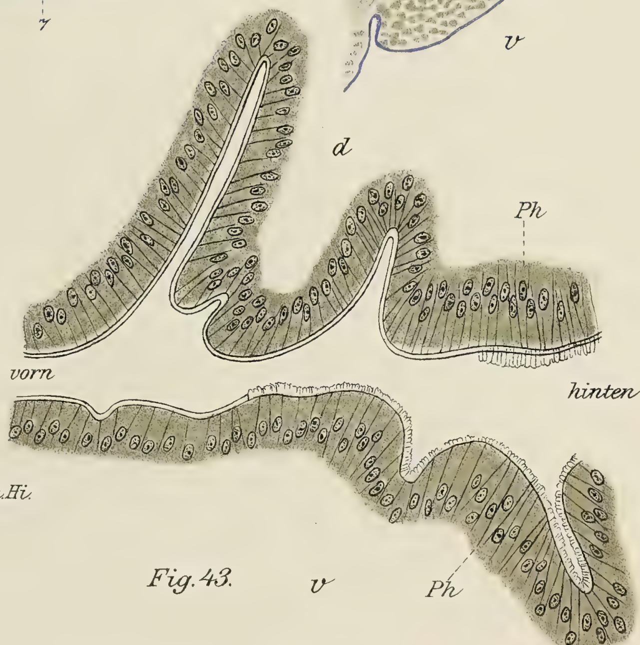
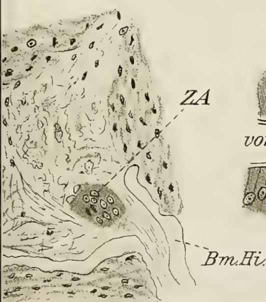
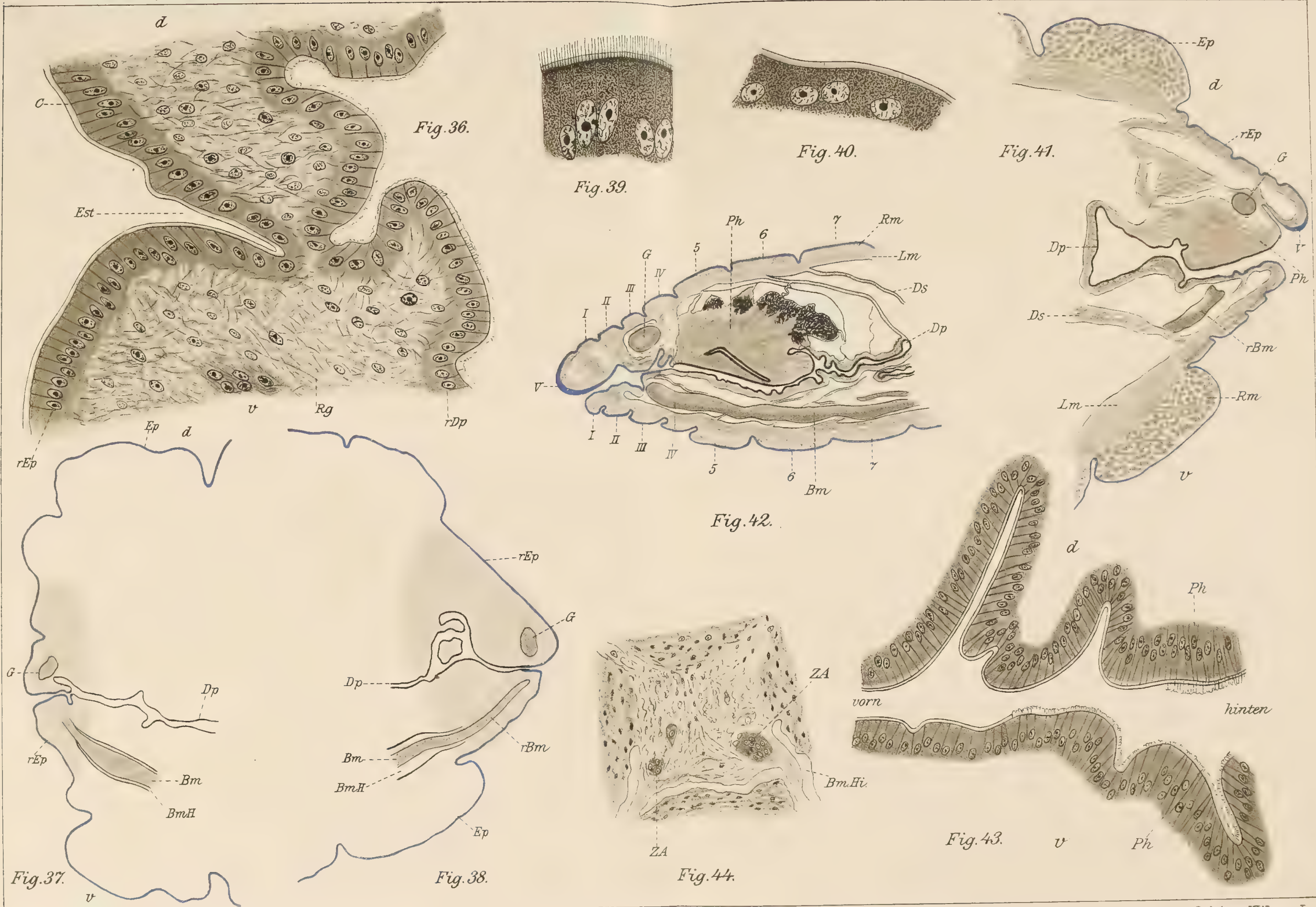


Fig. 43.

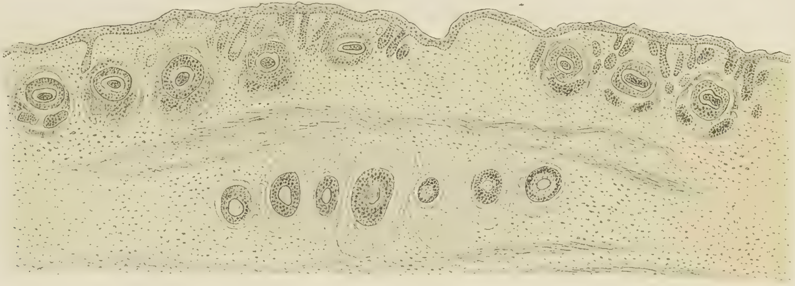


ig. 44.

her in Jena. Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.


d
C
Est
v
Rg
rDp
rEp
Fig. 36.
Fig. 39.
Fig. 40.
Ep
d
rEp
G
V
Ph
Dp
Ds
rBm
Rm
Lm
v
Fig. 41.
Ph
7
Rm
6
5
G
IV
III
II
I
Lm
Ds
Dp
V
I
II
III
IV
5
6
Bm
7
Fig. 42.
Ep
d
rEp
G
Dp
rEp
Bm
BmH
Fig. 37.
v
G
Dp
rBm
Bm
BmH
Ep
Fig. 38.
ZA
Bm.Hi.
ZA
Fig. 44.
d
Ph
vorn
hinten
Fig. 43.
v
Ph

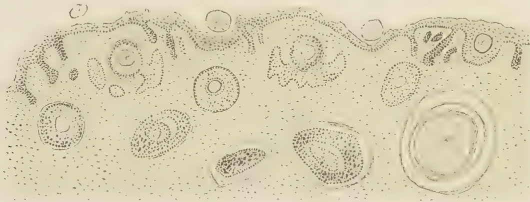
1.



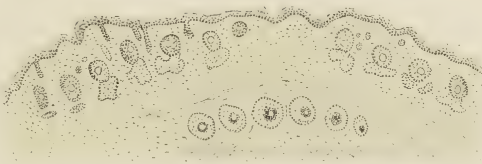
2.



4.



3.



5.



Römer gez. Verl. v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.

Einunddreissigster Band.

Neue Folge, Vierundzwanzigster Band.

Erstes Heft.

Mit 5 lithographischen Tafeln und 2 Abbildungen im Text.



Preis: 6 Mark.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1897.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 30. April 1897.

Inhalt.

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Einunddreissigster Band.

Neue Folge, Vierundzwanzigster Band.

Zweites Heft.

Mit 3 lithographischen Tafeln und 4 Abbildungen im Text.



Preis: 6 Mark.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1897.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 5. September 1897.

Inhalt.

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Einunddreissigster Band.

Neue Folge, Vierundzwanzigster Band.

Drittes und Viertes Heft.

Mit 19 lithographischen Tafeln und 9 Abbildungen im Text.

Preis: 25 Mark.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1898.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 10. März 1898.

Inhalt.

